P. 760-2

ISBN 2-85653-110-5

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XXVII

Entretiens du Muséum

PALYNOLOGIE ET CLIMATS

16-18 octobre 1979

---

publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1980

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Botanique, Tome XXVII

ENTRETIENS DU MUSÉUM

PALYNOLOGIE ET CLIMATS

16-18 octobre 1979

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 7

MORPHOLOGIE POLLINIQUE ET CLIMATS

J. Perreau. — Problèmes de « bioclimatologie sporale » chez les champignons (Holobasidiomycètes notamment) 9

G. Durrieu. — Adaptations écomorphologiques des spores d'Urédinales 18

D. Lobreau-Callen. — Variations morphologiques du pollen du genre *Thesium* (Santalaceae) 23

M. T. Cerceau-Larrival et F. Roland-Heydacker. — Adaptation de l'ultrastructure de l'exine de quelques Ombellifères australes en fonction des conditions biogéographiques 31

M. T. Cerceau-Larrival et M. C. Carbonnier-Jarreau. — Caractéristiques tectales de certaines Ombellifères indiennes et hymalayennes. Relations avec le climat et la biogéographie 39

I. K. Ferguson. — Quelques remarques sur l'ultrastructure du pollen de deux espèces de la sous-famille des *Papilionioideae* (*Leguminosae*) en relation avec le microenvironnement (hygrométrie et hydrodynamique) 45

H. Usinger. — Une relation entre la taille du pollen et le climat ? 51

DISPERSION AÉROPLANCTONIQUE ET CLIMATS

G. Cambon. — Variations latitudinales des spectres polliniques de l'atmosphère en Méditerranée occidentale 57

BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

P. Cour et D. Duzer. — Action actuelle des courants atmosphériques sur la dissémination des pollens au Sahara et dans les régions climatiques avoisinantes le long d'un transect Oran-Abidjan.... 66

PALÉOCLIMATS DU QUATERNAIRE

A. Pons. — La démarche paléo-climatique du palynologue : possibilités et limites..... 81
V. Markgraf. — Paleoclimatic reconstruction of the last 15,000 years in Subantarctic and temperate regions of Argentina..... 87
J. Renault-Miskovsky. — Analyse pollinique des sédiments néolithiques de la grotte de Kitsos (Lavrion, Grèce)..... 98
M. Clet. — La séquence « wurmienne » dans les heads du Nord-Cotentin (Manche)..... 108
J. L. de Beaulieu, J. Evin, P. Mandier, G. Montjuvent et M. Reille. — Les Échets : un marais capital pour l'histoire climatique du Quaternaire rhodanien..... 123
M'Benza-Mvaka et E. Roche. — Exemple d'évolution paléoclimatique au Pleistocène terminal et à l'Holocène au Shaba (Zaïre)..... 137
R. Bonnefille, F. Gasse, C. Azema et M. Deneele. — Palynologie et interprétation paléoclimatique de trois niveaux Pleistocène supérieur d'un sondage du lac Abhé (Afar, Territoire de Djibouti).. 149
A. Vincens. — Interprétation climatique des données palynologiques Plio-Pléistocènes dans la région est du lac Turkana (Kenya)..... 165

PALÉOCLIMATS DU TERTIAIRE

J. P. Suc. — Aperçu sur la végétation et le climat des régions méditerranéennes d'Europe occidentale au Pliocène et au Pléistocène inférieur, d'après l'analyse pollinique..... 177
H. Méon, R. Ballesio, C. Guérin et P. Mein. — Approche climatologique du Néogène supérieur (Tortonien à Pléistocène moyen ancien) d'après les faunes et les flores d'Europe occidentale..... 182
M. Bessedik. — La flore pollinique d'un niveau gypseux de la série de Portel (Aude - France) : Oligocène terminal..... 196
E. Boltenhagen et M. Salard-Cheboldaeff. — Essai de reconstitution climatique Crétacé et Tertiaire du Gabon et du Cameroun d'après la palynologie..... 203
J. Muller. — Palynological evidence for paleogene climatic changes..... 211
J. J. Chateauneuf. — Évolution de la flore et variations climatiques dans les bassins d'Europe occidentale au paléogène..... 219
M. F. Ollivier et J. Estéoule-Choux. — Palynologie, sédimentologie, reconstitution des climats : application au paléogène du massif armoricain..... 232
E. Roche. — Effets d'une phase climatique tropicale au Paniselien dans le bassin sédimentaire belge.. 239

PALÉOCLIMATS DU SECONDAIRE ET DU PRIMAIRE

Y. Reyre. — Peut-on estimer l'évolution des climats jurassiques et crétacés d'après la palynologie ?.. 247
M. Streel. — Évidences palynologiques sur les relations entre le climat et la distribution géographique des Bores dévoniennes et dinantiennes..... 261

Source : MNHN, Paris

DINOFLAGELLÉS ET ENVIRONNEMENT CLIMATIQUE

J. L. Turon. — Les kystes de Dinoflagellés dans les sédiments récents de l'Atlantique nord-oriental et leurs relations avec l'environnement océanique. Application aux dépôts holocènes du chenal de Rockall..... 269

M. T. Morzadec-Kerfourn. — Les kystes de Dinoflagellés et le climat : *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol), espèce indicatrice d'aridité au Quaternaire..... 283

A. W. van Erve, P. L. de Boer et A. R. Fortuin. — Paleoclimatological aspects of Dinoflagellate assemblages from the Aptian-Albian « Marnes noires » near Vergons, Alpes de Haute Provence, S. E. France..... 291

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

« Les cieux mêmes ont varié... »
Buffon, 1778

Restituer les climats du passé est déjà une passionnante fin en soi. Mais c'est aujourd'hui devenu une nécessité ressentie par tous les naturalistes qui se posent des questions de genèse ou d'évolution. Le climat est en effet la première composante des ambiances complexes qu'on appelle aujourd'hui « environnements » et qui depuis toujours ont conditionné les matériaux affleurants et fait disparaître, migrer ou s'adapter les espèces vivantes. Très largement inféodé au climat, le monde des plantes, dans sa version fossile, est sans aucun doute le témoin le plus révélateur des états et des changements climatiques du passé. En cette matière, la paléobotanique souffre toutefois d'inconvénients inhérents à la fossilisation continentale : le caractère accidentel, discontinu et sélectif des gisements rend quasiment impossibles les restitutions évolutives. La palynologie, sa fille naturelle, est, de ce point de vue, beaucoup mieux armée : malgré l'imprécision botanique qui est parfois la sienne, elle est en effet directement liée à la stratigraphie, donc au temps géologique, et surtout elle bénéficie du fait que les pollens sont largement répandus dans presque tous les sédiments de presque toutes les époques. Autre condition naturelle favorable, le brassage des apports hydrodynamiques et des redépôts aéroplanctoniques laisse dans les sédiments des signatures d'environnements botaniques statistiquement fiables. En tout cas bien plus fidèles que les gisements paléobotaniques qui pâtissent, à ce point de vue, de la discrimination des espèces devant la minéralisation *post-mortem*. Cette importance de la palynologie dans la délicate question des paléoclimats n'a pas échappé aux naturalistes du Muséum qui ont tenu à lui consacrer l'un de leurs Entretiens, soutenant à cette occasion les efforts de l'Association des Palynologues de Langue Française. Ce sont les communications présentées à cet Entretien qui font l'objet du présent ouvrage.

Rappelons d'abord que, s'agissant de l'actuel comme du passé, deux notions « climatiques » méritent, malgré leurs évidentes relations, d'être distinguées : les climats des terres émergées d'une part, les températures marines d'autre part. Or, contrairement à ce qu'on pourrait croire s'agissant des secondes, la palynologie n'est pas totalement désarmée. Placées en fin d'ouvrage, quelques notes fort originales traitant de la relation Dinoflagellés-paléotempératures marines, montreront ses possibilités en la matière.

Un autre aspect, positif, de la recherche palynoclimatique apparaîtra dans cet ouvrage ; c'est la collaboration de la palynologie avec d'autres techniques. Qu'il s'agisse de paléoclimats « continentaux » ou de paléotempératures marines, l'information biologique se trouve en effet aujourd'hui renforcée par des techniques physico-chimiques appropriées : analyse des minéraux argileux pour les premiers, rapports isotopiques O^{18}/O^{16} pour les secondes. Témoignage d'un esprit moderne, on trouvera donc ici tout un lot de notes où l'information physico-chimique vient précisément soutenir l'information palynologique.

Encore plus originales dans la littérature sont les contributions concernant la relation « morphologie pollinique-climat » dans le monde actuel. Il faut ici ouvrir une assez large parenthèse. Ce sont les quaternaristes et les préhistoriens qui, les premiers, ont pratiqué l'analyse pollinique dans un esprit paléoclimatique, y recherchant les uns surtout des phases, les autres de véritables évocations. Pour ces dernières, le pollenanalyste a toujours raisonné, s'agissant de périodes récentes, donc floristiquement

Source : MNHN, Paris

comparables, soit par confrontation à des modèles phyto-écologiques actuels, soit en se fondant sur des taxons-guides, c'est-à-dire des végétaux exceptionnellement significatifs. Pas de changement fondamental du raisonnement pour l'investigation des périodes plus anciennes si ce n'est une difficulté de plus en plus grande à se référer aux modèles écologiques actuels. A ces classiques raisonnements de recherche vient s'ajouter un nouvel état d'esprit lui aussi fondé sur l'exploitation du présent. Deux questions se trouvent ainsi abordées dans l'ouvrage : a) existe-t-il dans une même espèce, ou à travers les espèces réparties d'un même genre, des particularités morphologiques du pollen ayant pu être induites par le climat ? b) quelle est la traduction pollinique d'une aire climatique type ? On devine aisément toute la résonance paléoclimatique que pourrait avoir un jour l'investigation généralisée de telles questions.

Enfin l'ouvrage contient bien sûr un certain nombre de résultats paléoclimatiques proprement dits, c'est-à-dire d'évocations, de restitutions et même de descriptions évolutives. Trois remarques viendront sans doute à l'esprit du lecteur. La première sera relative à la localisation géographique des études présentées : France, Europe, pourtour méditerranéen, Afrique sont les aires les plus concernées. Ce sont tout simplement celles où opèrent le plus volontiers les palynologues de langue française. La seconde remarque aura trait à la méthodologie, aucune étude n'utilisant exactement le même raisonnement qu'une autre. A ce sujet la partie paléoclimatique de l'ouvrage est assez éloquente : elle montre qu'en effet il n'existe pas de procédé passe-partout pour restituer les climats et qu'en cette matière chaque recherche est méthodologiquement unique. Enfin, troisième remarque, le lecteur mettra peut-être en relation l'éventail chronologique des sujets et leur « rendu » paléoclimatique. Il sera facile de voir que la précision diminue avec l'ancienneté des objets. C'est pourquoi les restitutions les plus nombreuses et les mieux localisées ont trait au Quaternaire et au Tertiaire supérieur, le Paléogène faisant l'objet d'analyses régionales déjà plus larges. Quant au Secondaire et au Primaire, les études qui les concernent sont peu nombreuses par suite de la difficulté à comparer des mondes paléontologiquement trop différents de l'actuel. Aussi se bornent-elles, pour l'instant, à des évocations et considérations universelles en grande partie fondées sur les données bibliographiques.

En résumé, cet ouvrage de palyno-climatologie, le premier du genre, ne prétend ni faire le tour de la question « pollen et climat », ni raconter à lui seul les climats du passé. Mais les communications qui y sont rassemblées rapportent, chacune, des faits ponctuels, régionaux ou universels, précis et divers. A travers ces contributions, c'est donc un encourageant éventail de perspectives qui s'ouvre dans un domaine où, il est vrai, l'insaisissable n'est pas prêt d'être épuisé.

Y. REYRE.

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGIE POLLINIQUE ET CLIMATS

PROBLÈMES DE « BIOCLIMATOLOGIE SPORALE » CHEZ LES CHAMPIGNONS (HOLOBASIDIOMYCÈTES NOTAMMENT)

PAR

Jacqueline PERREAU *

Résumé. — Par l'action essentielle que, chez les Champignons, l'humidité et la température exercent sur la croissance mycélienne et la formation des organes reproducteurs, les facteurs climatiques — plus particulièrement microclimatiques et au niveau de chaque mycotope — influent sur la constitution des spores. Cependant, dans la majorité des cas, le rôle du climat vis-à-vis des caractéristiques sporales n'apparaît pas très marqué et pourrait jouer principalement lors de la phase de survie et de propagation des éléments sporaux.

L'analyse de la morphologie sporique d'Holobasidiomycètes poussant dans des domaines climatiques différents permet, en quelques exemples, de mettre l'accent sur les nombreuses inconnues qui subsistent en matière d'écoclimatologie et de biogéographie chez les Champignons.

Summary. — The climatic factors — more accurately microclimatic ones and those that occur at the level of each mycotope — especially moisture and temperature which are of high importance in the fungal kingdom for vegetative and reproductive stages of the life cycle, influence also the sporal constitution. Nevertheless the effect of climatic conditions upon distinctive features of spores is generally not very strongly marked and seem to occur during the period of survival and propagation.

The observation of spore morphology of some species amongst Holobasidiomycetes which are distributed in various climatic areas, discloses with few examples the numerous problems which still exist about fungal ecoclimatology and biogeography.

Comme les autres êtres vivants, les Champignons subissent l'influence du climat ; toutefois, leurs réactions vis-à-vis de ce dernier se combinant naturellement avec celles dues aux autres conditions du milieu et les données aussi bien écologiques que paléoécologiques étant fort incomplètes en ce qui les concerne, l'empreinte laissée par les facteurs climatiques sur leur aspect et leur biologie ne se discerne pas toujours nettement.

Particulièrement sensibles à l'humidité et à la température, les Champignons dépendent également, pour leur croissance et leur reproduction, de tous les autres éléments du climat : vent, pression ou rayonnement solaire... En outre, par son action sur le substrat nutritif, d'origine animale ou végétale, dont l'importance se révèle capitale chez les organismes fongiques, qu'ils vivent en parasites, symbiotes ou saprophytes, le climat intervient fortement, quoique alors indirectement, sur leur existence même, leur abondance et leur répartition. En effet, malgré les nombreuses inconnues qui subsistent en matière de biogéographie des Champignons — de vastes régions demeurant encore inexplorées de ce point de vue —, la distribution de certains taxa correspond à celle des grandes formations végétales

* C.N.R.S., L. A. nº 257 — Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

reconnues dans le monde ou se rattache parfois à des groupements plus limités, les unes et les autres en étroite relation avec les divers domaines climatiques (Heim, 1969).

Ceci est valable pour de nombreuses espèces telles que le gastéromycète *Tulostoma exasperatum* Mont., l'hyménomycète *Lentinus velutinus* Fr. ou le discomycète *Sarcosoma javanicum* Rehm qui poussent uniquement en forêt tropicale dense et humide ; le *Lentinus tigrinus* (Bull.ex Fr.) Fr. et le *Rozites caperata* (Pers. ex Fr.) Karst. viennent seulement en régions tempérées ; un autre basidiomycète, *Amanita lactea* Malenç., Romagn. et Reid reste attaché au climat méditerranéen, alors que *Calvatia cretacea* (Berk.) Lloyd est un gastéromycète de la zone subarctique. Il en va de même au niveau générique : *Leptoglossum* Karst. appartient aux domaines tempérés et froids des hémisphères nord et sud ; *Phaeogyroporus* Sing. est strictement lié au climat intertropical où *Marasmius* Fr. et *Marasmiellus* Murr. sont plus abondamment représentés en espèces et en individus qu'en régions tempérées, la situation se montrant exactement inverse pour *Hebeloma* Kumm., *Inocybe* Fr. et *Cortinarius* Fr., peu diversifiés en zone chaude et pluvieuse. D'autres cas fréquemment cités se rapportent aux *Xylariales* (Pyréno-Ascomycètes) ou aux *Phallales* (Gastéro-Holobasidiomycètes), avec notamment la famille des *Clathraceae*, essentiellement répartis sous climat tropical humide, tandis que les *Lycoperdales* (Gastéro-Holobas.) offrent une large distribution en régions tempérées. Parmi les Hyphomycètes (*Fungi Imperfecti*) du sol, on a remarqué que les *Aspergillii* prédominaient en zone intertropicale humide et les *Penicillii* en zones plus froides. Enfin, au sujet des associations mycorhiziennes, il a été observé qu'elles étaient en majorité de type ectotrophe dans les forêts boréales.

Une multitude d'exemples analogues pourrait être relevée dans la littérature mycologique, mais on y trouverait également mention d'innombrables espèces largement répandues (Park, 1968) et donc soumises à des influences climatiques très différentes. Sauf pour certains, de nombreux Micromycètes notamment, quelques Asco- et Basidiomycètes supérieurs où les besoins hydriques, thermiques ou photoniques ont été évalués avec précision, le plus souvent grâce à des expériences réalisées *in vitro*, nous ne possédons que peu ou pas d'indications sur les écoclimatogrammes des Champignons. Pourtant, ces plantes tolèrent dans des limites assez amples les variations des circonstances atmosphériques et ceci en raison de caractéristiques qui concourent à leur originalité et dominent leurs rapports avec le climat : le pléomorphisme qu'ils manifestent et la relative ténuité de leur organisme qui les retient dans des biotopes de faibles dimensions, les mycotopes.

En effet, au cours de leur cycle de vie, les Champignons se présentent non seulement sous la forme de mycélium, mais aussi de structures agrégées telles que les carpophores ou les sclérotes et d'une gamme souvent très étendue de diaspores : les unes, propagules végétatives nommées arthrospores, oïdies, conidiospores ou chlamydospores, les autres constituées normalement après méiose, comme les ascospores et les basidiospores. Quels qu'ils soient, tous ces organes spécialisés, dont la naissance est suscitée par des déterminismes internes en liaison avec les variations des facteurs environnants, offrent une taille assez réduite, n'atteignant jamais l'envergure d'autres organes végétaux. Enfouis dans l'humus ou la litière de feuilles, se développant à la surface du sol ou à la cime des arbres, sur troncs dressés ou abattus, sur les feuilles ou les fruits, sur les branches ou les brindilles, dans les anfractuosités des souches, parmi les aiguilles ou les mousses — pour s'en tenir à un bref aperçu —, ils occupent des stations réduites, en quelque sorte biotopes miniatures, pour lesquels Darimont (1973) a créé le terme de mycotopes. Que dire alors des diaspores qui s'insèrent dans des écosystèmes microscopiques !

Il est évident que règnent dans les mycotopes des conditions bien modifiées par rapport aux données générales du climat, même retouchées au niveau régional ou local. La teneur en eau du sol et du support, déterminée par les précipitations, s'y révèle souvent plus importante que l'humidité atmosphérique dont le rôle n'est pourtant pas négligeable ; la rosée, l'évaporation, l'exposition au vent prennent une portée autre, tandis que la température y demeure sans doute plus constante. Il s'agit là de microclimats liés à des milieux confinés et les climatologues soulignent-nettement la rupture existant entre les circonstances microclimatiques qui mériteraient d'ailleurs une étude approfondie et les éléments du domaine climatique dans lesquels elles entrent (Pagney, 1978).

Représentatives de l'une des modalités capables d'assurer aux Champignons leur conservation dans le temps et dans l'espace, les diaspores, en raison de leur double rôle de survie et de dissémination, subissent plus largement que le mycélium ou les fructifications l'influence du climat. Celle-ci paraît

Source : MNHN, Paris

jouer au niveau des mécanismes physiologiques qui conduisent à leur constitution et sur le plan de leur morphologie. De plus, on peut penser que la diversité des formes et des ornementations pariétales présentées par certaines spores trouve en partie son origine dans un rétro-contrôle qu'exerce, sur les organes qui les produisent, leur fonction de vie latente et de propagation.

La formation même des spores se montre souvent liée aux circonstances atmosphériques : défavorables, celles-ci rendent impossible le développement d'asco- ou de basidiocarpes et, de ce fait, des méiospores ; moins sévères, elles peuvent néanmoins affecter le taux de sporulation. Cependant, une fois différenciées, les spores sont en général relativement bien protégées des vicissitudes climatiques, qu'elles se constituent dans des sporocystes tels que les asques ou à la surface d'un hyménium auquel divers dispositifs assurent, s'il en est besoin, une microatmosphère à teneur en vapeur d'eau suffisante. Ainsi, Malençon et Bertault (1970) signalent la grande fréquence d'exudations cystidiennes chez les *Inocybe* et d'autres agarics du Maroc, ce qui les amène à formuler l'hypothèse selon laquelle ce phénomène apporterait une protection contre l'intense évaporation que doivent supporter ces espèces.

Parfois, plusieurs types sporaux sont produits simultanément par un individu fongique, sans que le déterminisme de leur formation soit exactement connu : un basidiocarpe émet des basidiospores en même temps qu'il donne des oïdies. Dans le cas général, les variations des facteurs climatiques, en particulier lorsqu'ils perturbent l'équilibre de la nutrition, sont à l'origine de l'apparition de tel ou tel type sporal ; une période de sécheresse ou de fortes pluies empêchera la constitution de basidiocarpes, donc de basidiospores, mais favorisera celle de chlamydospores ou d'arthrospores plus aptes à survivre dans ces conditions, défectueuses pour les premières. On observe un remplacement de certains organes par d'autres mieux adaptés et il semble probable que dans la nature, surtout dans les régions à saisons contrastées, la succession de différentes diaspores au cours de l'année relève, dans une certaine mesure, des fluctuations climatiques. Il n'en reste pas moins que la destinée des diaspores et la place qu'elles tiennent au sein des biocénoses sont encore bien mystérieuses pour nous.

Pour tenter de mettre en évidence d'éventuelles adaptations sporomorphologiques aux facteurs climatiques, nous prendrons quelques exemples parmi les méiospores des Holobasidiomycètes qui, à l'instar de la majorité des diaspores, offrent une grande diversité physionomique bien que le schéma structural de base soit unique (Perreau, 1976). Chez les Champignons à basidiospores cités plus haut, aucune corrélation ne s'esquisse entre la morphologie sporale et le domaine climatique auquel ils appartiennent. Si nous considérons les éléments sporaux de quelques espèces choisies parce qu'elles vivent dans une même zone caractérisée par son climat constamment chaud et humide, plus précisément en forêt ombrophile, nous voyons qu'aucun trait de similitude ne les regroupe ; ils diffèrent par la taille, la forme, l'ornementation et la pigmentation de la paroi (fig. 1). On parvient à une constatation identique au sujet des spores de champignons poussant à la même saison (ayant donc subi les mêmes influences atmosphériques), dans un climat local forestier du domaine tempéré océanique ; elles présentent une paroi mince ou diversement épaissie, des dimensions aussi variées que leurs formes, alors que certaines se côtoient dans un même mycotope (fig. 2). Quelle que soit la saison, quel que soit le biotope ou le cortège fongique lié à une essence forestière, aucun caractère morphologique commun ne ressort. Inversement, les espèces d'un genre, répandues sous différents climats, offrent un type sporal semblable ; parfois, chez les Amanites par exemple, des modifications se font jour — forme cylindracée et faible ornementation sous les climats chauds —, mais sans que l'on puisse les attribuer avec certitude aux conditions atmosphériques car, dans les mêmes lieux, se trouvent également des spores globuleuses, à paroi lisse, nombreuses en régions tempérées.

En général, les facteurs climatiques n'interviennent donc pas directement sur la morphologie sporale, sauf en de rares exceptions. Ainsi, Guzmán (1970) a mis en évidence, à propos des Sclérodermes, un gradient morphologique sporal en fonction des zones équatoriale, sub-tropicale et tempérée. Les spores des régions de basse latitude sont petites, réticulées, interrupto-réticulées ou échinulées, celles de latitudes plus élevées sont assez grandes, échinulées et, dans les régions tempérées boréales, très volumineuses et plus ou moins densément réticulées (fig. 3). La variation affectant la taille sporale s'avère ici particulièrement nette, mais il faudrait connaître les conditions de vie précises des espèces en cause pour déceler le rôle véritable du climat ou du microclimat. Le cas contraire est d'ailleurs fréquemment observé, puisque bien des espèces des régions chaudes et humides possèdent des spores

Source : MNHN, Paris

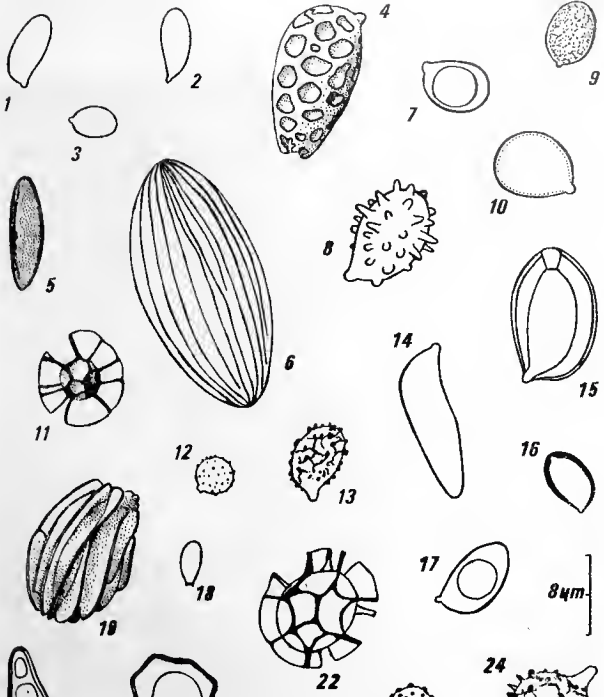


FIG. 1. — Mise en évidence de la diversité morphologique sporale chez quelques Ascomycètes et Holobasidiomycètes poussant en forêt équatoriale (climat chaud, à forte pluviosité) : 1. — *Pleurotus flabellatus* (Berk. et Br.) Sacc. (Holobas.), 2. — *Stereum vellereum* Berk. (Holobas.), 3. — *Lentinus strigosus* (Schwein.) Fr. (Holobas.), 4. — *Ganoderma Lloydii* (Pat. et Har.) (Holobas.), 5. — *Xylaria hypoxylon* (Dum.), ssp. *adscendens* (Fr.) Dennis (Ascom.), 6. — *Cookeina Tricholoma* (Mont.) Kuntze (Ascom.), sur bois, souches, branches tombées ou brindilles, 7. — *Clavulinopsis miniata* (Berk.) Corner (Holobas.), 8. — *Ramaria cyanocephala* (B. et C.) Corner (Holobas.), 9. — *Cantharellus congolensis* Beeli (Holobas.), 10. — *Hygrocybe astatogala* (Heim) Heinem. (Holobas.), à terre, 11. — *Tulostoma exasperatum* Montagne (Holobas.), espèce venant sur bois pourrissant, 12. — *Lycoperdon angulatum* Dissing et Lange (Holobas.), 13. — *Lactarius gymnocarpus* Heim (Holobas.), 14. — *Marasmius brunneolus* (Beeli) Singer (Holobas.), 15. — *Macrolepiota africana* (Heim) Heinemann (Holobas.), 16. — *Agaricus ardosiacolor* Heinemann (Holobas.), 17. — *Amanita odorata* Beeli (Holobas.), 18. — *Clathrus Baumii* P. Henn., 19. — *Strobilomyces lepidellus* Gilbert (Holobas.), 20. — *Boletus* (*Xerocomus*) *spinulosus* Heinem. et Gooss. (Holobas.), 21. — *Rhodophyllus* (*Entoloma*) *nidorosiformis* Romagnesi (Holobas.), 22. — *Lactarius melanogalus* Heim (Holobas.), 23. — *Russula viridicens* Heim et Gilles (Holobas.), espèces poussant à terre, 24. — *Russula annulata* Heim, ssp. *parasitica* Heim (Holobas.), venant sur rameaux et feuilles vivants.

SOURCE : MNHN, Paris

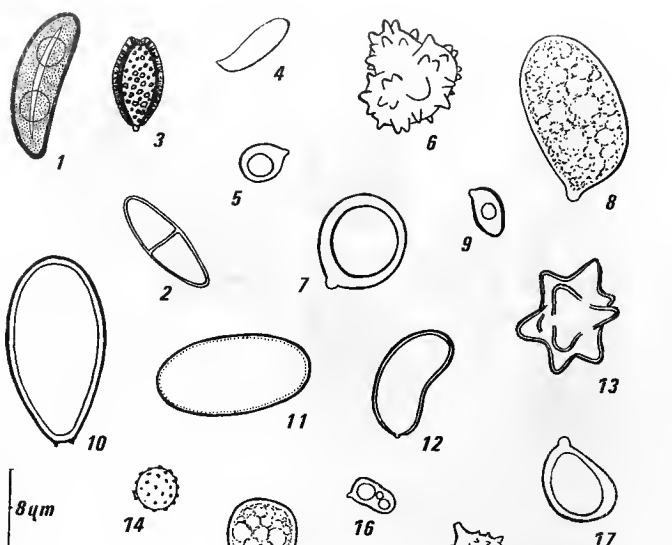


FIG. 2. — Structure des spores chez quelques Ascomycètes et Holobasidiomycètes vivant sous un climat tempéré du domaine océanique, dans un même climat local forestier et à la même saison, mais appartenant à divers mycotopes : 1. — *Xylaria hypoxylon* (L.) Grev. (Ascom.), sur souches, troncs abattus, branches tombées, 2. — *Calycella citrina* ([Hedw.) Fr.] Boudier (Ascom.), sur branchettes tombées, 3. — *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. (Holobas.), sur troncs morts et souches, 4. — *Trametes versicolor* (L. ex Fr.) Pilát (Holobas.), sur troncs et branches mortes, sur souches, 5. — *Fistulina hepatica* (Huds.) Fr. (Holobas.), sur bois vivant ou souches, 6. — *Thelephora anthocephala* Fr. (Holobas.), 7. — *Clavulina cristata* (Fr.) Schroet. (Holobas.), 8. — *Craterellus cornucopioides* Pers. (Holobas.), 9. — *Agaricus silvaticus* (Fr.) Schaeff. (Holobas.), à terre, 10. — *Cyathus striatus* (Huds. ex Pers.) Willd. ex Pers. (Holobas.), sur bois pourrissant, 11. — *Peziza repanda* Pers. (Ascom.), 12. — *Inocybe Bongardii* Weinm.) Quélet (Holobas.), 13. — *Inocybe asterospora* Quélet (Holobas.), 14. — *Lycoperdon perlatum* Pers. (Holobas.), 15. — *Oudemansiella longipes* (Bull. ex St. Am.) Moser (Holobas.), 16. — *Mycena pura* (Pers. ex Fr. Kummer (Holobas.), 17. — *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Secr. (Holobas.), 18. — *Laccaria amethystina* (Bull. ex Mérat) Murr. (Holobas.), 19. — *Boletus pruinatus* Fr. (Holobas.), 20. — *Rhodophyllus lividus* (Bull. ex Fr.) Quélet (Holobas.), 21. — *Lactarius pyrogalus* Bull. ex Fr. (Holobas.), 22. — *Russula lepida* Fr. (Holobas.), sur la terre nue, parmi les feuilles mortes ou les mousses.

Source : MNHN, Paris

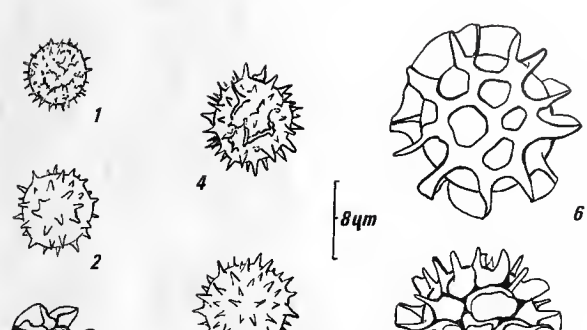


FIG. 3. — Exemple offert par le genre *Scleroderma* (Gastéromycètes) de l'existence possible d'un gradient morphologique sporal concernant la taille et l'ornementation, en fonction de différentes zones climatiques.

Basidiospores de : 1. — *Scleroderma sinnamariense* Montagne, 2. — *Scleroderma texense* Berk., 3. — *Scleroderma dictyosporum* Pat., espèces de la forêt intertropicale humide, 4. — *Scleroderma floridanum* Guzmán, 5. — *Scleroderma cepa* Pers., espèces de régions subtropicales, 6. — *Scleroderma michiganense* (Guzm.) Guzm., 7. — *Scleroderma citrinum* Pers., espèces du domaine tempéré boréal.

plus grandes et plus fortement ornées que celles des Champignons des hautes latitudes. Citons seulement les Clavaires du genre *Ramaria* Donk ou les *Boletellus* ; chez ces derniers, les espèces des pays tempérés avec une paroi sporale qui n'est que faiblement costulée marquent la transition avec certains *Xerocomus* dont les spores se montrent légèrement striées ou bien lisses et poroïdes (fig. 4). Les réseaux ou les ornementations très accentuées s'observant principalement parmi les Champignons des régions intertropicales humides, il n'est pas exclu qu'une telle structure pariétale s'érige en barrière contre la pénétration de l'eau (PERREAU, 1974).

Quant aux spores des espèces fongiques venant dans les conditions rigoureuses des climats péripolaires ou d'altitude, aucun aspect particulier ne semble s'y attacher. On avait avancé que leurs dimensions, dans l'étage alpin, étaient supérieures à celles trouvées dans les régions basses ; toutefois, les mesures réalisées par FAVRE (1955) n'ont pas confirmé cette hypothèse et « si une tendance à la variation se manifeste, c'est dans le sens d'une légère augmentation » de la taille, en altitude.

Par contre, une nette convergence dans l'épaississement et la forte pigmentation de la paroi sporale apparaît chez certains Holobasidiomycètes des domaines tropicaux désertiques, donc arides et chauds (fig. 5). Mais il s'agit de gastéromycètes ou de formes gastéroïdes d'*Agaricales* dont la dispersion sporale est assurée par les courants aériens ; or, quel que soit leur groupe systématique, les diaspores transportées par le vent offrent dans leur grande majorité une différenciation analogue, vraisemblable-

Source : MNHN, Paris

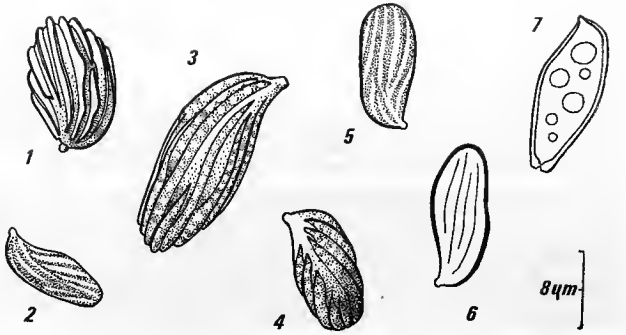


FIG. 4. — Comparaison morphologique entre les basidiospores de quelques *Boletellus* (*Strobilomycetaceae*) et *Xerocomus* (*Boletaceae*) selon la distribution climatique des espèces.

Basidiospores de : 1. — *Boletellus rubroviolaceus* Heinemann (climat équatorial), 2. — *Boletellus cardinalicius* Heim et Perreau (climat tropical humide), 3. — *Boletellus ananas* Murrill (climat à saisons contrastées, à forte pluviosité), 4. — *Boletellus chrysenteroides* (Snell) Singer (climat tempéré de la façade orientale du continent nord-américain), 5. — *Boletellus zelleri* (Murrill) Singer (climat tempéré), 6. — *Xerocomus* cf. *subtomentosus* (L. ex Fr.) Quélet (climat tempéré, domaine océanique), 7. — *Xerocomus porosporus* Imler (climat tempéré, domaine océanique).

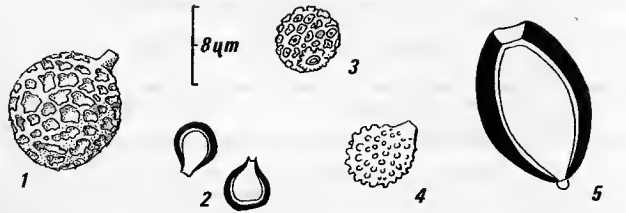


FIG. 5. — Quelques aspects de la différenciation tégumentaire affectant les basidiospores de Gastéromycètes arénicoles fréquents dans le domaine tropical aride.

Basidiospores à paroi épaisse et pigmentée de : 1. — *Mycenastrum corium* (Guersent in DC) Desv., 2. — *Tulostoma volvulatum* Borsesow, 3. — *Phellorina inquinans* Berk., 4. — *Battarraea phalloides* (Dicks.) ex Pers., 5. — *Podaxis pistillaris* (L. ex Pers.) Morse.

Source : MNHN, Paris

ment en rapport avec la longue période de vie latente qu'elles doivent supporter dans l'atmosphère, sous des conditions d'extrême dessiccation. Il est à remarquer que le rôle joué alors par la lumière demeure controversé, des expériences en laboratoire ayant montré que des spores constituées à l'obscurité présentaient une parui de teinte brun foncé.

Bien que s'exerçant souvent indirectement, l'influence du climat sur les spores fongiques est certes indéniable, mais fort diversement marquée. Dans la majorité des cas, la réponse du Champignon se situe dans le cadre d'accommodations, soit d'ordre physiologique, soit représentées par des modifications phénotypiques qui sont de véritables substitutions d'organes. En ce qui concerne l'action morphogène, assez faible, semble-t-il, elle se manifeste surtout par une augmentation d'épaisseur de la paroi et le renforcement de la pigmentation chez les éléments sporaux soumis à des conditions d'intense sécheresse, c'est-à-dire appartenant aux régions de type aride et chaud et/ou transportés dans l'atmosphère.

Même si nos connaissances en bioclimatologie sporale et en biogéographie des espèces étaient plus nombreuses et détaillées, il n'est pas certain que nous puissions déceler clairement d'autres traits d'adaptation sporomorphologique aux microclimats, tant est puissante l'interaction des facteurs du milieu. Considérées isolément, d'un point de vue structural, les spores fongiques ne peuvent guère servir d'indicateurs climatiques ; cependant, dans la mesure où des déterminations spécifiques précises pourraient être effectuées et compte tenu des phénomènes de transport, un ensemble d'éléments sporaux de Champignons apporterait peut-être, en complément des résultats obtenus à l'aide des spectres polliniques, quelques détails utiles lors des essais de reconstitution paléoécologiques.

BIBLIOGRAPHIE

Bas, C. (1969). — Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph on its section *Lepidella*. Leiden, J. J. Groen en Zoon N.V., 580 p.

Corner, E. J. H. (1950). — A monograph of *Clavaria* and allied genera. Oxford University Press, 740 p.

Darimont, F. (1973). — Recherches mycosociologiques dans les forêts de Haute-Belgique. Essai sur les fondements de la sociologie des Champignons Supérieurs. Inst. Royal des Sci. Nat. de Belgique. Mémoire n° 170, 2 tomes, 220 p., 68 tabl.

Éloüard, P. (1979). — Climats, biogéographie et géodynamique. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 8, suppl. : 1-X

Favre, J. (1955). — Les Champignons Supérieurs de la zone alpine du Parc National Suisse. *Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc Nat. Suisse*, 5, 212 p.

Flore iconographique des Champignons du Congo (1935-1970). — Bruxelles, Jard. Bot. État, 17 fasc. et Flore illustrée des Champignons d'Afrique Centrale (1972). — Bruxelles, Jard. Bot. Nat. de Belgique, 6 fasc.

Griffin, D. M. (1972). — Ecology of Soil Fungi. London, Chapman & Hall, 193 p.

Guzmán, G. (1970). — Monographia del genero « *Scleroderma* » Pers. emend. Fr. (*Fungi - Basidiomycetes*). *Darwiniana*, 16, n° 1-2 : 233-407.

Heim, R. (1932). — Mission saharienne Augiéras-Draper 1927-1928. Champignons. *Bull. Mus.*, 2e sér., IV, n° 7 : 915-932.

— (1969). — Champignons d'Europe. Paris, Boubée & Cie, 2e éd., 680 p.

Imazeki, R. et Hongo, T. (1957 et 1965). — Coloured Illustrations of Fungi of Japan. Osaka, 2 vol., 182 et 236 p.

Kobayashi, Y. et coll. (1967). — Mycological Studies of the Alaskan Arctic. *Ann. Rep. Inst. Fermentation*, Osaka, 3 : 1-138.

Malençon, G. (1951). — Climat et Mycologie. *Bull. Soc. Natur. d'Oyonnax*, 5 : 53-71.

Malençon, G. et Bertault, R. (1970 et 1975). — Flore des Champignons Supérieurs du Maroc. Rabat, 2 vol., 602 et 540 p.

Source : MNHN, Paris

MILLER, O. K., Jr. (1977). — Fungi in cold environments. Second Internat. Mycol. Congr., Tampa, Fla, U.S.A., *Abstracts*, p. 439.

OZENDA, P. (1964). — Biogéographie végétale. Paris, Douin, 374 p.

PAGNEY, P. (1978). — La climatologie. « Que sais-je ? » nº 171, 2e éd. Paris, P.U.F., 126 p.

PARK, D. (1968). — The ecology of terrestrial Fungi. In : AINSWORTH, G. C. et SUSSMAN, A. S., The Fungi, An advanced Treatise, New York, Acad. Press, III : 5-39.

PEGLER, D. N. (1977). — A preliminary Agaric Flora of East Africa. *Kew Bull.*, Additional Series VI, 615 p.

PERREAU, J. (1974). — Variations sur un thème ornemental : le réseau des basidiospores. In : Trav. Mycol. dédiés à R. Kühner. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 43 : 327-338.

— (1976). — Développement, morphologie et structure de la basidiospore (chez les Homobasidiomycètes). *L'Information Scientifique*, 31, nº 2 : 55-75.

PIROZYNSKI, K. A. (1968). — Geographical distribution of Fungi. In : AINSWORTH, G. C. et SUSSMAN, A. S., The Fungi, An advanced Treatise, New York, Acad. Press, III : 487-504.

SINGER, R. (1975). — The Agaricales in Modern Taxonomy. Vaduz, J. Cramer, 3e éd., 912 p.

STATES, J. S. (1977). — Useful criteria in the description of fungal communities. Second Internat. Mycol. Congr., Tampa, Fla, U.S.A., *Abstracts*, p. 634.

WASSER, S. P. et SOLDATOVA, I. M. (1979). — Geographical analysis of higher Basidiomycetes Flora of the Steppe Zone of the Ukraine. Festschrift für R. Singer. *Sydowia*. ser. II, Beih. VIII : 391-400.

WIDDEN, P. (1977). — Patterns of phenology among fungal populations. Second Internat. Mycol. Congr., Tampa, Fla, U.S.A., *Abstracts*, p. 739.

Source : MNHN, Paris

ADAPTATIONS ÉCOMORPHOLOGIQUES DES SPORES D'URÉDINALES

PAR

Guy DURRIEU *

Résumé. — Suivant la place de la spore dans le cycle ou la localisation géographique des espèces, les adaptations climatiques se traduisent chez les Urédinales dans l'épaisseur et la coloration de la paroi, la soudure des spores entre elles, la différenciation de sores pulvérulents ou compacts...

Summary. — According to the place of the spore in biological cycle or to the geographic range of the species, climatic adaptatims of Uredinales result in the thickness and coloration of the spore wall, spore accretion, pulverulent or dense sori...

Les Urédinales sont un groupe de Basidiomycètes caractérisés par la complexité de leur cycle dans lequel peuvent se succéder jusqu'à six formes de spores différentes (fig. 1). Certaines d'entre elles, comme les spermaties (éléments fécondants) et les basidiospores (tétraspores méiotiques) ne montrent qu'une faible variabilité dans l'ensemble du groupe. Par contre les éciospores, les urédospores (parfois modifiées en amphispores) et surtout les téliospores (qui peuvent posséder elles aussi 2 formes différentes chez une même espèce) présentent de nombreuses variations dans leur morphologie ou leur comportement. Ces variations peuvent souvent être considérées comme des adaptations écologiques améliorant l'efficacité du rôle de multiplication ou de conservation joué par la spore considérée.

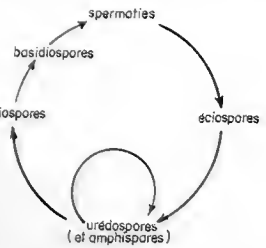


FIG. 1. — Succession des formes sporales chez une Urédinale à cycle complet (macrocyclique).

* Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cedex.

Source : MNHN, Paris

Nous examinerons d'abord quelques espèces des régions tempérées européennes. Les trois types de spores cités préécédemment y montrent des différences dans la structure de leur paroi en relations très nettes avec leur rôle dans le cycle et les conditions du milieu physique auxquelles elles sont soumises.

De façon générale, chez beaucoup d'Urédinales à cycle complet (macrocycliques) les éciospores et les urédospores assurent la dispersion du champignon et lui permettent une multiplication rapide. Les trajets parcourus sont le plus souvent relativement brefs, et la germination suit de peu la dissémination. Elles sont capables de résister à une atmosphère relativement sèche pendant un ou plusieurs jours, mais cette résistance est en général d'assez courte durée.

Le rôle des téliospores est tout différent : elles se différencient à la fin du cycle végétatif, leurs cellules sont le siège de la caryogamie. Chez la plupart des espèces de notre flore ce sont elles qui doivent assurer la persistance du champignon pendant toute la saison défavorable. Souvent formées au cours de l'été, elles ne germeront, après une longue période de dormance, qu'au printemps suivant.

La protection plus ou moins importante nécessaire à ces différents types de spores est assurée par la paroi. Cela se traduit par des différences morphologiques nettes :

Les éciospores ont une paroi mince qui ne dépasse que rarement 2 µm d'épaisseur (tableau 1) ; le plus souvent elle est totalement incolore, de sorte que en masse les éciospores ont une couleur jaune vif due aux caroténoïdes intracellulaires. La seule exception notable est celle des *Gymnosporangium* dont les éciospores ont une paroi relativement épaisse et légèrement colorée, mais à l'inverse de la plupart des autres Rouilles dont les écies se développent au début du printemps (période souvent humide et fraîche), celles de *Gymnosporangium* apparaissent en été, c'est-à-dire à une saison où les périodes sèches et chaudes sont fréquentes et de plus, leur germination, au moins pour certaines espèces, n'interviendrait qu'après un repos hivernal (Kuprevich et Tranzschel).

Tableau 1 : épaisseur de la paroi des spores chez quelques Urédinales de la flore médio-européenne :

° : téliospores intracellulaires

* : téliospores à germination immédiate.

(données personnelles ou extraite de Gaumann ou de Wilson et Henderson).

	éciospores	urédosp.	téliosp.
MELAMPSORACEES (s.l.)			
Coleosporium tussilaginis	2-3 µm	1-1,5 µm	1 µm (apex 12-30)
Hyalopsora aspidiotus	0,8-1,5	1,5 ou 2,5-6	0,5-1°
Milesina scolopendrii	1	1-1,5	1°
Melampsorella caryophyllacearum	1-2	1-1,5	0,5-1°
Melampsoridium betulinum	1-1,5	1-1,5	1 (apex 2)
Cronartium flaccidum	3-4	1,5-2,5	1 *
Melampsora euphorbiae	1,5	2-2,5	1,5-3
Mel. capraearum	1-2	2-2,5	1 (apex 10)
PUCCINIACEES (s.l.)			
Gymnosporangium clavariiforme	2-2,5	—	1 *
Phragmidium mucronatum	1-2	2	5-7
Puccinia violae	1	2,5	1,5-2,5
P. polygoni-amphibii	—	1-1,5	2 (apex 5-22)
P. graminis	1-1,5 (apex 5-7)	1,5-2	2-3 (apex 6-13)
Uromyces pisi	1	1,5-2	2-2,5
U. fabae	1	1,5-2,5	2,5-3,5 (apex 6-11)

Source : MNHN, Paris

Chez les urédospores on constate que dans de nombreux cas, la paroi est plus épaisse que celle des éciospores. Les seules exceptions notables se rencontrent chez les genres *Coleosporium* et *Cronartium*. Le cas des « amphispores » est particulièrement intéressant comme par exemple chez *Hyalopsora aspidiotus* (photo 1), ou d'autres parasites des fougères comme certains *Uredinopsis*, qui possèdent d'une part des urédospores normales à paroi mince, germant immédiatement, et des amphispores produites aussi dans les urédos, mais qui ne peuvent germer qu'après une période de latence. Leur paroi épaisse leur permet de résister à plusieurs mois d'hiver et de propager à nouveau le champignon sans passer par l'hôte écien. Leur plus grande taille peut aussi être considérée comme un élément améliorant la résistance car il diminue le rapport surface/volume.

Un autre caractère important, mais qui n'apparaît que dans la famille des *Pucciniacées*, est l'existence d'un pigment de type mélanique colorant la paroi. C'est d'ailleurs la présence de ce pigment donnant une couleur caractéristique aux urédos qui a valu aux « Rouilles » leur nom général. La présence de ce pigment ajoute certainement une protection supplémentaire pour le cytoplasme de la spore vis-à-vis des rayonnements et surtout il augmenterait considérablement l'imperméabilité de cette paroi (Savile, 1976). Il en résulte que les urédospores ont une persistance plus grande que les éciospores, leur viabilité atteint souvent plusieurs mois. Elles peuvent permettre ainsi le maintien de certaines Rouilles sans l'intervention des stades sexués : même si seulement un très faible nombre d'urédospores arrivent à survivre à plusieurs mois de période défavorable, elles suffisent pour créer les quelques foyers nécessaires à une nouvelle extension du parasite. Ainsi Tabis et coll. ont montré que chez les *Melampsora* parasites sur Peupliers, 0,8 % des urédospores produites à l'automne étaient encore capables de germer au mois d'avril suivant.

De l'examen du tableau 1, il ressort que dans bien des cas la paroi des téliospores est nettement plus épaisse que chez les deux autres types de spores. Les exemples où l'épaisseur reste faible s'expliquent facilement :

— ce peuvent être des téliospores à germination immédiate, c'est-à-dire qui ne nécessitent pas une protection particulière : comme *Cronartium flaccidum*, *Gymnosporangium clavariiforme*.

— ou bien ces téliospores se différencient à l'intérieur même des cellules épidermiques de l'hôte et bénéficient ainsi de la protection de la membrane cellulaire doublée de la cuticule, comme chez *Milesina*, *Hyalopsora* ou *Melampsorella*.

On remarque également que chez certaines Rouilles, telle que *Coleosporium*, *Melampsoridium*, *Melampsora* la paroi est mince latéralement, mais beaucoup plus épaisse à l'apex. Ceci est à mettre en relation avec la disposition en « croûte » de ces téliospores, qui étroitement accolées ne nécessitent pas une protection latérale. On retrouve un épaississement analogue chez certains *Puccinia* et *Uromyces* : les spores sans être soudées entre elles, sont étroitement serrées à l'intérieur d'un sore. Ainsi les épaississements apicaux assurent, avant dispersion, une protection accrue.

Les photos 2 et 3 donnent des exemples des différences d'épaisseur pouvant exister entre urédospores et téliospores. Elles montrent aussi combien la coloration des parois, déjà marquée chez certaines urédospores, est souvent bien plus intense pour les téliospores. Elle est absente de la paroi de spores intracellulaires où elle serait superflue. L'abondance du pigment mélanique est à mettre en relation avec la longue période de repos, de plusieurs mois, que doivent subir ces spores avant de pouvoir germer à nouveau : il est certain qu'une paroi peu perméable améliore la protection du cytoplasme.

Si nous quittons les régions tempérées, le tableau précédent subit des modifications importantes. En particulier dans les régions tropicales suffisamment humides pour permettre le développement d'une végétation sempervirente, l'existence de spores de conservation est beaucoup moins nécessaire à la survie du champignon. Il persiste pendant les courtes périodes sèches sous forme de mycelium vivant dans les tissus de l'hôte. Aussi chez de nombreuses Rouilles tropicales les téliospores, réduites à leur rôle de siège de la caryogamie, germent immédiatement, leur paroi est hyaline et mince. Ce caractère se rencontre par exemple chez les genres suivants : *Olivea*, *Goplana*, *Cerotelium*, *Crossopsora*, *Maravalia*, *Hemileia*... (voir Cummins). On le retrouve aussi chez un nombre relativement important d'espèces appartenant à des genres tels que *Puccinia* ou *Phragmidium* qui, à des latitudes plus élevées, possèdent le plus souvent des téliospores dormantes.

Source : MNHN, Paris

L'étude de la flore urédinologique des régions arides est également riche en enseignements. Au contraire de ce que nous avons vu précédemment, les problèmes de production de spores résistantes deviennent prépondérants. Par comparaison avec les espèces des régions tempérées, de nombreuses Rouilles présentent une série de modifications que l'on peut considérer comme des adaptations xériques :

— épaississement de la paroi
— coloration plus intense
— soudure de spores entre elles
— différenciation de sores gros et compacts.

Les deux premiers points apparaissent en général simultanément. Ils sont faciles à mettre en évidence en comparant des espèces voisines parasitant des hôtes systématiquement proches les uns de pays tempérés, les autres de régions arides. Par exemple dans le complexe des *Puccinia* attaquant les Carduecae, les téliospores ont une paroi assez mince et de couleur chatain chez les espèces de la flore médio-européenne tandis que dans les régions méditerranéennes ces rouilles ont des spores plus grande, à paroi plus épaisse et de couleur très sombre ; de plus elles sont réunies en sores plus gros et plus compacts (Savile, 1970). On peut par exemple mettre en parallèle deux espèces voisines citées par cet auteur :

Pucc. jaceae Otth : téliospores 24-46 × 20-30 µm paroi 1, 5-2,5 µm
Pucc. carduncelli Syd. : téliospores 34-51 × 23,5-53 µm paroi 3-4,5 µm.

La formation de gros sores compacts est également remarquable chez certaines espèces oro-Méditerranéennes comme *Uromyces bupleuri* Magn. ou *Puccinia alyssi* Lindr. (photo 4).

Cet ensemble de caractères se rencontre avec une grande fréquence dans la flore afghane (Durrieu) qui est soumise à des conditions de survie particulièrement dures : des téliospores se différenciant début juillet doivent résister à une saison sèche très prononcée suivie d'un long et rude hiver. Elles ne retrouvent des conditions favorables à leur germination que 9 ou 10 mois plus tard, en mars ou avril. *Puccinia wolgensis* (photo. 5), parasite des *Stipa* dans la partie la plus aride de leur aire (du Maroc à l'Afghanistan), est un modèle de cette adaptation à un environnement très hostile.

Le phénomène de soudures des spores les unes aux autres est particulièrement remarquable dans le genre *Ravenelia* (photo 6). Les téliospores dont la membrane externe est fortement épaissie sont réunie en « capitules » où leur nombre, chez de nombreuses espèces, peut dépasser la cinquantaine (et ne descend pas au dessous de la dizaine). Cet ensemble massif, souvent supérieur à 100 µm de diamètre, entouré d'une paroi dont l'épaisseur dépasse en général largement 5 µm, est évidemment beaucoup plus résistant qu'une spore unicellulaire. *Ravenelia* parasite essentiellement les Mimosées qui sont très répandues dans les régions tropicales ou subtropicales à saison sèche accentuée. La valeur adaptative de cette formule apparaît donc particulièrement évidente (en outre ces capitules téliosporifères de *Ravenelia* présentent un très curieux mimétisme avec les polyades polliniques des *Acacia*). On retrouve des phénomènes de soudure plus ou moins analogue chez *Kernkampella, Nothoravenelia, Sphaerophragmium*...

Il serait possible de multiplier les exemples, mais déjà ce survol rapide permet de montrer comment les Urédinales, grâce à leur plasticité, ont évolué en même temps que leurs hôtes et ont pu les suivre dans presque tous les milieux qu'ils ont colonisés.

BIBLIOGRAPHIE

Cummins, G. B. (1959). — Illustrated Genera of Rust fungi. Burgess Publish. Co. Minneapolis.

Durrieu, G. (1974). — Micromycètes parasites d'Afghanistan. *Rev. Mycol.* 39 : 137-171.

Gaumann, E. (1959). — Die Rostpilze Mitteleuropas.

Kupfevich, V. F. et Tranzschel, V. G. (1957). — Rust fungi 518 p. (trad. anglaise par Israel Progr. Scient. Transl.).

Source : MNHN, Paris

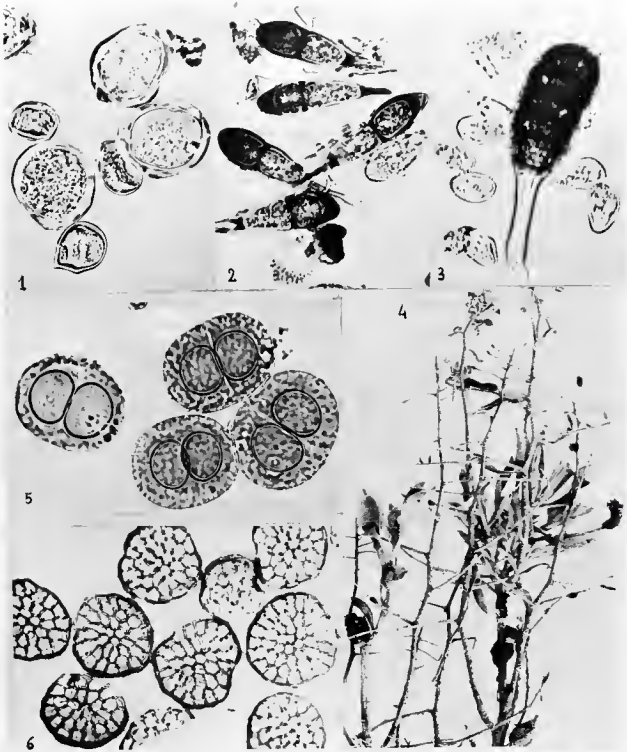
SAVILE, D. B. O. (1970). — Some eurasian Puccinia species attacking Cruciferae. *Canad. J. Bot.* 48 : 1553-1566.

SAVILE, D. B. O. (1976). — Evolution of the Rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. *Evolutionary Biology*, 9 : 137-207.

TAHIR, H., ARTAUD, J. et FORESTIER, F. (1977). — Remarques sur la morphologie et la viabilité des urédospores des Rouilles des Populus. Travaux dédiés à G. VIENNOT-BOURGIN, *Soc. Fr. Phytopath.* : 367-374.

WILSON, M. et HENDERSON, D. M. (1966). — British Rust fungi, Cambridge Univ. Press. 384 p.

Source : MNHN, Paris



1. — Hyalopsora aspidiotus, urédospores (de petite taille et à paroi mince) et amphispores (de grandes dimensions et à paroi épaisse). — 2. — Urédospores et téliospores de Puccinia graminis. — 3. — Phragmidium mucronatum ; urédospores et téliospores. — 4. — Puccinia alyssi, téliosores sur Alyssum spinosum. — 5. — Puccinia wulfeniæ, téliospores. — Ravenalia macrocapitula, « capitules » de téliospores.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DU POLLEN DU GENRE *THESIUM* (SANTALACEAE)

PAR

D. LOBREAU-CALLEN *

Résumé. — La morphologie pollinique de *Thesium* (Santalaceae) varie selon sa répartition géographique : le pollen est hétéropolaire dans les régions à climats plus arides ou plus froids.

Summary. — The morphology of the pollen grain of *Thesium* (Santalaceae) is different according to the geographical distribution of the species : it becomes heteropolar in the countries of arid or cold climates.

Comprenant environ 250 espèces, le genre *Thesium* a une très large répartition géographique. Il est particulièrement bien représenté en Afrique avec 130 espèces environ (HILL, 1915 ; GOOD, 1964) pour la seule flore d'Afrique du Sud et de nombreux représentants dans tout l'Est-africain. Par contre, les espèces ouest-africaines sont très rares. De même, en Asie subtropicale et en Océanie, les *Thesium* sont faiblement représentés, mais dans les régions tempérées plus ou moins chaudes jusque dans la partie sud de la Sibérie, comme en Europe, le genre est à nouveau particulièrement bien diversifié (70 espèces environ). En Amérique, deux espèces seulement sont connues dans l'Est, au Minas Geraes et une au Venezuela.

Le genre *Thesium* est fréquemment scindé en sous-familles et (ou) en sections (DE CANNOLLE, 1857 ; HILL, 1915 ; HENDRYCH, 1962). Parfois, les deux espèces américaines sont isolées en un genre *Austroamericium* (HENDRICH, 1963).

Les espèces de *Thesium* se présentent sous les aspects les plus divers : arbrisseaux plus ou moins hauts, parfois de petites lianes ou de petites plantes de 20 à 30 cm de haut, plus ou moins ligneuses ou herbacées, dressées ou en rosette allongées sur le sol. Il s'agit de plantes héliophiles, parfois plus ou moins xérophytiques que l'on rencontre en savannes, steppes, prairies... mais le genre est absent des régions désertiques comme des régions à climat tropical humide ou équatorial de basse altitude.

La plupart des espèces sont hémiparasites de racines ou de stolons de Graminées, mais pour les espèces originaires de la région du Cap, cet hémiparasitisme ne semble pas toujours certain. Pour les espèces européennes au moins, le parasitisme paraît obligatoire aux jeunes stades de développement de la plante où ses racines forment un austrium (WEBER, 1977) sur les racines ou les stolons parasités. Chez les individus adultes qui possèdent des tiges et des feuilles vertes, l'assimilation chlorophyllienne semble être suffisante et le parasitisme ne paraît plus obligatoire (ex *T. humifusum, T. divaricatum, T. humile...*).

Le genre *Thesium* se rencontre à toutes les altitudes, ces dernières étant basses pour les espèces des régions tempérées plus ou moins chaudes et plus élevées pour les espèces des régions plus proches de l'équateur.

* L. A. 218 CNRS, Laboratoire de Phanérogamie et Laboratoire de Phytomorphologie E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

En Afrique, Amérique, Asie du Sud, les représentants du genre se rencontrent sur tous les sols ; mais en Europe, ils sont exigeants et ne se trouvent qu'en milieu calcaire (microclimat plus chaud). Exceptionnellement, *T. humifusum* pousse sur des dunes de sable, par exemple à Vauville dans la Manche, mais il s'agit d'une dune fixée sur lalaise calcaire.

Le pollen de quelques espèces du genre *Thesium* a déjà été étudié par de nombreux palynologues tels que Swamy, 1949, Erdtman, 1952, Stearn, 1972, Huynh, 1977, Feuer, 1977... L'étude palynologique présentée porte sur une soixantaine d'espèces, issues de tous les continents (Carte 1). Il se présente suivant deux grands types morphologiques extrêmement différents :

— I : pollen isopolaire (*T. capitellatum*, Pl. I, fig. 2-4 ; *T. fallax* ; *T. funale*, Pl. I, fig. 15-16 ; *T. gnidiaceum* p.p., Pl. I, fig. 18-20...) ou subisopolaire (*T. acuminatum* ; *T. angulosum* ; *T. bathyschistum* ; *T. deceptum* ; *T. frisea*, Pl. I, fig. 14 ; *T. gnidiaceum* p.p., Pl. I, fig. 19 ; *T. schumanianum* ; *T. selagineum*...), tricolporoïde ou tricolporé à ectoapertures tendant à être ramifiées dichotomiquement aux extrémités, plus nettement à l'un des pôles qu'à l'autre dans le cas de grains subisopolaires, à endoapertures difficilement distinctes paraissant souvent allongées parallèlement aux sillons et équatoriales, à exine tectée lisse plus ou moins perlorée dans l'intercolpium au niveau de l'équateur.

— II : pollen hétéropolaire, obconique, tricolporé à ectoapertures très largement ramifiées (tendance à la parasyncolpie) au niveau de l'endoaperture, à endoapertures subtriangulaires et subéquatoriales, à exine très lortement ornementée où le tectum présente de très larges mailles arrondies, chaque maille étant entourée par son propre mur circulaire, les murs juxtaposés étant soudés entre eux ou reliés par des trabécules (Pl. II, fig. 7, 10-12) donnant ainsi un mur perloré au Mph (*T. australe*, Pl. I, fig. 10-13 ; *T. bergeri*, Pl. II, fig. 7 ; *T. chinensis* ; *T. humifusum*, *T. humile*, *T. impressum*, Pl. I, fig. 5-6, Pl. II, fig. 9-12 ; *T. pyrenaicum*, Pl. I, fig. 7-9...) dans les trois intercolpiums et au pôle le plus large (pôle distal) ; l'ornementation de ces espèces de *Thesium* est comparable à celle que l'on observe chez l'Araliacée *Schefflera paraensis* Huber (Shoup & Tseng, 1973).

Les représentants de ces deux types polliniques sont respectivement répartis dans les deux sous-genres décrits par Hendrych :

— le type I dans le sous-genre *Frisea*

— le type II dans le sous-genre *Thesium*.

Ces deux types polliniques sont actuellement localisés (Carte 1) pour le :

— I (pollen iso- et subisopolaire) en Afrique du Sud dans la région du Cap, entre Wellington et George Div., souvent dans les collines, jusqu'à 400 m d'altitude ;

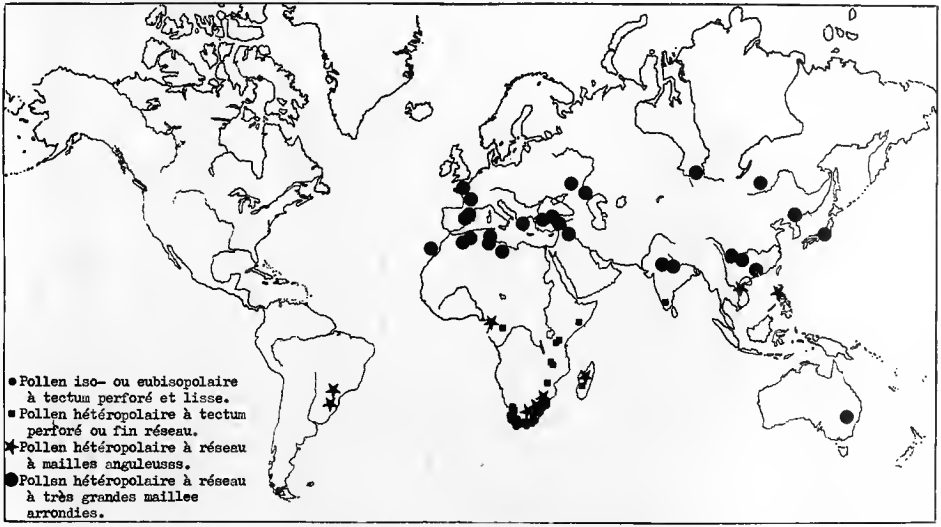
— II (pollen hétéropolaire) sur tout le pourtour du Bassin méditerranéen, en Alghanistan, Iran, Sud de l'U.R.S.S., Himalaya, Chine d'une part et Sud-Est de l'Australie d'autre part.

En conclusion, dans le seul genre *Thesium*, deux types polliniques bien différents se rencontrent donc dans des régions situées dans les deux hémisphères, sous un climat semblable à rythme méditerranéen avec un maximum des pluies pendant la saison fraîche et une saison estivale plus ou moins sèche de durée variable.

Entre les deux types polliniques extrêmes, tous les cas intermédiaires existent. Nous les avons réunis dans deux groupes :

— A. — pollen laiblement hétéropolaire à sillons plus ou moins ramifiés à l'une des extrémités, à endoapertures subéquatoriales à proximité de la dicbotomie du sillon, le pôle correspondant étant plus large que l'autre, à tectum lisse perloré ou à fin réseau à l'équateur et au pôle le plus grand (pôle distal) : *T. hockii*, Pl. I, fig. 17 ; *T. humbertii*, Pl. I, fig. 28-29 ; *T. filipes*, *T. kilimandjaricum*, *T. pawlowskianum*, Pl. I, fig. 25-27 ; *T. radicans* ; *T. rigidum*, Pl. I, fig. 22-24 ; *T. scabridulum* ; *T. ussanguense* ; *T. wightianum*...

Source : MNHN, Paris



Répartition géographique des types polliniques des espèces étudiées

Source MNHN, Paris

— II. — pollen hétéropolaire, colporé à sillons nettement dichotomiques au niveau de l'endoaperture subéquatoriale de contour plus ou moins net, d'où une tendance à la parasyncolpie ménageant ainsi une surface polaire de même aspect que l'intercolpium, à exine réticulée avec des mailles anguleuses : *T. acutissimum* ; *T. aphyllum* ; *T. brasiliensis* ; *T. madagascariensis*, Pl. II, fig. 4-6 ; *T. multiramulosum*, Pl. II, fig. 1-2 ; *T. psilotoides*, Pl. I, fig. 21 ; *T. tenuissimum*, Pl. II, fig. 3... ; chez *T. longiflorum* ainsi que chez *T. himalense*, Pl. II, fig. 8... le pollen présente de relativement grandes mailles, les unes anguleuses, les autres arrondies.

Les représentants de ces types polliniques sont répartis dans les deux sous-genres et différentes sections définies par HILL, 1915 et HENDRYCH, 1962. Les variations polliniques paraissent donc indépendantes des caractères morphologiques choisis pour établir la classification du genre.

En Afrique du Sud le type pollinique A se rencontre dans la région Est, entre Port-Elisabeth et Prétoria et dans les montagnes Ouest de Ceres et du Sederberg. Ailleurs, on le rencontre d'une part dans toute l'Afrique orientale jusqu'en Somalie, à Madagascar et en Inde (Monts du Nilgiri), d'autre part en divers points de l'Afrique sud-occidentale jusqu'au Congo. Ce sont des espèces dont la répartition en altitude varie de 800 à 1 800 m. Dans ces régions, le climat est tempéré chaud sans hiver réellement froid et avec une humidité élevée particulièrement l'été (Documents du Weather Bureau of South Africa, 1957, WALTER, HARNICKELL & MUELLER-DOMBOIS, 1975).

Le type pollinique B est présent en altitude dans l'Est-africain (Transvaal, Rhodésie) et dans l'Ouest-africain (Mont Cameroun de 2 500 à 4 000 m), à Madagascar, au Nord Viet-Nam, en Chine australe, dans les Philippines et en Amérique du Sud, dans les régions où la sècheresse est plus rigoureuse que dans le cas précédent.

Ces deux types polliniques intermédiaires se rencontrent précisément sous des latitudes situées entre celles des types I et II. Ils appartiennent pour la plupart à des espèces sub-équatoriales d'altitude vivant dans les savanes séparant les basses forêts des forêts montagnardes (AUBRÉVILLE, 1949, 1965). Si, dans ces endroits élevés, les températures moyennes diffèrent peu de celles des montagnes du Cap, la pluviosité estivale y est plus forte et les saisons sèches plus marquées induisent des écarts journaliers de température plus importants.

Sachant que le type pollinique colporoïdé isopolaire ou subisopolaire est strictement sud-africain et que les types polliniques intermédiaires sont successivement répartis selon un ordre décroissant des latitudes mais croissant des altitudes, il y a variation continue des types polliniques isopolaires à exine lisse aux types hétéropolaires à exine réticulée depuis l'Afrique du Sud jusqu'en Somalie. Mais plus au Nord, le genre *Thesium* est absent dans toute la bande désertique saharienne. Entre les types polliniques intermédiaires à grains hétéropolaires finement réticulés et le type extrême à grains hétéropolaires très ornementés (II), il existe en Afrique une solution de continuité géographique.

De même, en Inde, le type pollinique intermédiaire est localisé dans le Sud alors que les grains très ornementés sont tous répartis dans les chaînes de l'Himalaya ou dans les régions préhimalayennes. Là aussi, il y a discontinuité géographique.

En revanche, en Chine, ces deux types polliniques sont représentés de façon continue, l'un dans les régions les plus australes, ainsi qu'au Viet-Nam et dans les Philippines pour le type intermédiaire, et l'autre, plus au Nord pour le type à grains très ornementés ; d'ailleurs parmi ces grains du type II, il faut noter ceux de *T. longiflorum*, de *T. tongkinense*, de *T. himalense* (Pl. II, fig. 8)... dont les mailles du réseau, légèrement plus petites que dans les autres espèces sont les unes anguleuses, les autres arrondies. Le type intermédiaire est sous climat avec régime de moussons alors que le type extrême se rencontre dans les régions plus tempérées avec une saison sèche estivale plus ou moins longue pouvant être modérée par la présence de brumes.

Pour comprendre la répartition du genre *Thesium*, notamment en Afrique, plusieurs hypothèses sont en présence : soit une migration de flore tempérée du Cap dans les montagnes est-africaines, soit au contraire l'extension d'un genre tropical montagnard jusqu'en Afrique australe.

Si l'on admet l'hypothèse de l'hétéropolarie comme étant un caractère dérivé (VAN CAMPO, 1976 ; GUINET, 1981), il y a passage d'un tectum perforé à un réseau où chaque maille est entourée par

Source : MNHN, Paris

son propre mur ; cette variation ornementale est identique à celle que Soepe & Tseng, 1973, ont décrite dans le genre *Schefflera* (Araliacée). On peut donc envisager que le centre de spéciation du genre *Thesium* se situe là où le pollen est isopolaire et sans ornementation, c'est-à-dire en Afrique du Sud à basse altitude dans la région la plus humide où l'hiver est peu marqué : vers Le Cap.

La migration du genre aurait pu se réaliser dans tous les continents déjà disloqués du Gondwana par l'intermédiaire de l'Est-africain, vers Madagascar, le Sud de l'Inde, les Philippines et de là auraient rayonné en Australie, en Chine, envahissant ainsi tous les grands espaces à Graminées jusqu'en Europe et en Afrique du Nord.

L'ensemble des variations des pollens du genre *Thesium* du type isopolaire à exine lisse au type hétéropolaire à exine très ornementée sont corrélatives des types climatiques l'un plus chaud et plus aride avec des pluies estivales et l'autre plus frais mais avec une saison chaude sèche.

La diversification des types polliniques dans le genre *Thesium* paraît donc liée à l'aridité des climats. Cette conclusion est d'ailleurs celle à laquelle de nombreux auteurs ont abouti après étude de nombreux groupes de Phanérogames (Axelrod, 1960 ; Raven & Axelrod, 1974...). Raven & Axelrod pensent que la plupart des flores dont les Santalales ont pris naissance dans la partie ouest du Gondwana et que ces dernières ont migré par suite du déplacement des continents et des variations climatiques avec augmentation de la sécheresse. C'est ce que nous observons avec le genre *Thesium*, mais en remarquant néanmoins que le genre est actuellement inconnu dans les régions de climat tropical humide.

Les Santalaceae sont scindées en tribus et le genre *Thesium* est classé dans celle des *Thesieae*. Comparé aux grains des autres genres de la tribu, ceux isopolaires de *Thesium*, sont affines du pollen de *Thesidium* (Pl. II, fig. 13) également sud-africain. Les grains hétéropolaires à exine lisse ou peu ornementés de l'Est-africain se rapprochent du pollen d'*Osyridocarpos* (Pl. II, fig. 14) de même climat et répartition géographique (Est-africain, du Natal jusqu'en Abyssinie).

Par contre, les pollens des espèces de régions tempérées froides du genre *Thesium* dans l'hémisphère Nord ont, pour équivalent dans les régions de climat semblable dans l'hémisphère Sud, les pollens des genres sud-américains *Quinchamalium* et *Arjona*. Dans ces deux genres, l'hétéropolarie est extrêmement poussée avec un grand développement des sillons soit aux deux pôles, l'un syncolpé, l'autre parasyncolpé (*Arjona*, Pl. II, fig. 19), soit à un seul pôle (*Quinchamalium*, Pl. II, fig. 15). D'après Swamy, 1949, il y a syncolpie au pôle proximal.

A la suite des observations au MeT de Feuer (1977) de l'ultrastructure de l'exine dans les Santalaceae et de mes études au MeB, la couche infratectale est grenue chez les grains tectés et tend à être columellaire chez les grains réticulés à grandes mailles, que les genres aient des grains iso- ou hétéropolaires : structure grenue chez les grains de *Thesidium*, *Quinchamalium*, *Arjona* à exine tectée, granulo-columellaire chez les espèces de *Thesium* réparties depuis la Chine jusqu'en Europe et Afrique du Nord. Comparée à l'exine des grains isopolaires des *Thesium* et de *Thesidium*, la couche infratectale est épaisse chez *Quinchamalium* et *Arjona* où le tectum est lisse.

En conclusion, sous climat tempéré frais, deux cas se présentent :

— soit le tectum est lisse et la couche infratectale s'épaissit en ayant de nombreux grains ;
— soit l'exine est réticulée et la couche infratectale tend à devenir columellaire.

Les grains isopolaires de *Thesium* comme d'ailleurs ceux du genre voisin *Thesidium* sont affines des grains de climat subtropical relativement humide des *Amphorogineae* (*Choretrum* pp., Australie tropicale — Pl. II, fig. 17 ; *Dendrotrophe*, Sud-est asiatique) et des *Osirideae* (*Jodina*, *uruguay*, Argentine — Pl. II, fig. 18 — ; *Phaeellaria*, Afrique tropicale...) où la couche infratectale est grenue. Chez les *Osirideae*, quelques genres (*Geocaulon*, Canada — Pl. II, fig. 16 ; — ; *Mida*, Nouvelle-Zélande — Pl. II, fig. 20 — ; *Myochilos*, Chilie) de régions tempérées présentent d'ailleurs la même hétéropolarie que la plupart des *Thesieae*. Là encore, comme dans toutes les Santalaceae, la structure grenue est liée au tectum lisse et la tendance à la columelle ainsi que la structure columellaire (*Anthobolus*) à l'exine réticulée.

Il apparaît donc que dans la tribu des *Thesieae*, il y ait passage du grain à la columelle, comme cela a déjà été démontré dans d'autres Santalales telles que les Olacaceae (Lobreau-Callen, 1980).

Source : MNHN, Paris

En outre, il semble que les pollens les plus simples et isopolaires, sous climat tempéré chaud et humide, soient eux-mêmes alliés de grains tectés lisses sans perforations, à structure infratectale grenue, appartenant à des genres de climats tropicaux humides d'autres tribus.

Liste des espèces étudiées et références de celles illustrées[1] :

T. acuminatum Hill : Stauffer & Esterhuysen 5035 P, Le Cap. — *T. acutissimum* DC. : Stauffer & Wells 5210 P, Le Cap. — *T. alatavicum* Kar. & Kir. : Regel s.n. P, Turkie. — *T. angulosum* DC. : Dieterlen 402 a P, Lesotho. — *T. aphyllum* Mart. : St Hilaire C 1 nº 610 P, Brésil, Minas Geraes. — *T. asterias* Hill : Stauffer & Weder 5270 P, Est-Transvaal. — *T. australe* R.Br. : Brown s.n. P, Australie ; Stear s.n. Canb., Queensland — (Pl. I, fig. 10-13). *T. bathyschistum* Schlecht. : Schlechter 9490 P, Le Cap. — *T. bergeri* Zucc. : Balansa 380 P, Smyrne (Pl. II, fig. 7). — *T. brachyphyllum* Boiss. : Sintenis 3766 P, Turkie. — *T. brachygyne* Schlecht. : Schlechter 9297 B, Le Cap. — *T. brasiliensis* DC. : Glaziou s.n. P, Brésil. — *T. brevibarbatum* Pilger : Mavi 712 P, Rhodésie. — *T. capitellatum* DC. : Acok 14969 Canb, Afrique du Sud (Pl. I, fig. 2-4). — *T. chinense* Turcz. : Licent 12977 P, Kwantung. — *T. cf. costatum* Hill : Stauffer & Weder 5264 P, Sud-est du Transvaal (Pl. I, fig. 1). — *T. deceptum* R. BR. : Stauffer & Manye 5230 P, Transvaal. — *T. dissitiflorum* Schlecht. : Schlechter 10897 P, Afrique du Sud. — *T. divaricatum* Jan : Besançon s.n. P, Espagne ; Reverchon s.n. P, Algérie. — *T. ebracteatum* Hayne : Bunge s.n. P, Bassin inférieur de la Volga. — *T. fallax* Schlecht. : Schlechter 9658 P, région du Cap. — *T. filipes* Hill : Descoings 6066 P, Congo. — *T. frisea* L. : Schlechter 10623 B et P, région du Cap (Pl. I, fig. 14). — *T. funale* L. : Drake s.n. P, Le Cap (Pl. I, fig. 15, 16). — *T. glabrum* Schindler : Faurie 7223 P, Japon. — *T. gnidiaceum* DC. : Stauffer 5197 P, Le Cap (Pl. I, fig. 18-20). — *T. heterophyllum* Boiss. : Sintenis 3073 P, Turkie. — *T. himalense* Royle : Strachey & Winterbottom s.n. P, Himalaya (Pl. II, fig. 8). — *T. hockii* Robyns & Lawalrée : Schmitz 7797 P, Congolana (Pl. I, fig. 17). — *T. humbertii* Cavaco & Keraudren : Decary 13168 P, Madagascar (Pl. I, fig. 28-29). — *T. humifusum* DC. : Callen s.n. P, France, région de Vauville. — *T. humile* Vahl. : Ascherson 2185 P, Libye ; Pitard 260 P, Tunisie ; Pitard 344 P, Gomera. — *T. ifrikianum* Hendrych : Kralik 331 P, Tunisie. — *T. impressum* Steud. : Bornmüller 8191 P, Perse (Pl. I, fig. 5-6, 13 b ; Pl. II, fig. 9-12). — *T. kilimandjaricum* Engl. : Alluaud 327 P, Kilimandjaro. — *T. longiflorum* Hand. - Mazz. : Bonvalot & Prince Henri d'Orléans s.n. P, Se Tchuan. — *T. longifolium* Turcz. : Licent 3901 P, Chine septentrionale ; Fischer s.n. P, 1836, Sibérie. — *T. madagascariensis* DC. : Perrier de la Bâthie 17614 P, Madagascar (Pl. I, fig. 13 a ; Pl. II, fig. 4-6). — *T. mauritanicum* Batt. : Herb. Cosson P, 1888, Algérie. — *T. multiramulosum* Pilger : Stauffer & Weder 5274 P, Est-Transvaal (Pl. II, fig. 1-2). — *T. namaquense* Schlecht. : Bristown 4300 B, Karroo. — *T. pachyrhizum* A. DC. : Bentham & Hooker 12-13000 B, Himalaya. — *T. pawlowskianum* Lawalrée : Robyns 3330 P, Katanga (Pl. I, fig. 25-27). — *T. psilotoides* Hance : Van Overberg 408 P, Luzon ; Pierre 5506 P, Viet Nam (Pl. I, fig. 21). — *T. pyrenaicum* Pourret : Hoogland 2749 Canb., Europe (Pl. I, fig. 7-9). — *T. radicans* Hochst. : Gillett 4230 P, Somalie. — *T. ramosum* Hayne : Grenier s.n. P, 1975, Pamir. — *T. refractum* Mey. : Karo 308 P, Sibérie occidentale. — *T. rigidum* Sond. : Stauffer & Wells 5222 P, Le Cap (Pl. I, fig. 22-24). — *T. scabridulum* Hill : Sturgeon & Panton 30749 P, Sud-Rhodésie. — *T. selagineum* DC. : Drège 8172 P, Le Cap. — *T. schumanianum* Schlecht. : Schlechter 7266 P, Le Cap. — *T. cf. sparteoides* Hill. : Stauffer & Scheepers 5300 P, Transvaal. — *T. spinulosum* DC. : Schlechter 9987 P, Le Cap. — *T. tenuissimum* Hook. f. : Dalziel 8327 P, Mont Cameroun (Pl. II, fig. 3). — *T. tongolicum* Hendrych : Soulié 290 P, Se Tchuan oriental. — *T. usanguense* Engl. : Raynal 19384 P, Tanzanie. — *T. virile* Hill : Stauffer & Manye 5248 P, Afrique du Sud. — *T. wightianum* Wall. : Herb. Cosson 691 P, Inde, Nilgiri.

Références des espèces illustrées pour comparaison :

Arjona tuberosa Cav. : Gay s.n. P, Chili (Pl. II, Fig. 19).
Choretrum pauciflorum A. DC. : Blakely s.n. P, New South Wales (Pl. II, fig. 17).

1. Nous remercions M. le Professeur J.-F. Leroy, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie et M. Greuter, Directeur du Botanischen Museum Berlin-Dahlem qui ont mis ce matériel d'étude à notre disposition.
Les études au M.E.B. ont été réalisées à l'Institut de Paléontologie du Muséum grâce à l'obligeance de M. le Professeur Lehman et de Mlle Weber.

Source : MNHN, Paris

Geocaulon lividum (Richardson) Fernald : de la Pylaie s.n. P, Terre Neuve (Pl. II, fig. 16).
Jodina cuneifolia (L.) Miers : Courbon s.n. P, 1856, Montevideo (Pl. II, fig. 18).
Vida salicifolia Cunn. : Cunningham s. n. P. Nouvelle-Zélande (Pl. II, fig. 20).
Osiridocarpos schimperianus (Hochst.) DC. : Steudel 1490 P, Abyssinie (Pl. II, fig. 14).
Quinchamalium majus Brongn. : Buchtien 511 P, Bolivie (Pl. II, fig. 15).
Thesidium fragile Sond. : Stauffer & Oliver 5111 P, Le Cap (Pl. II, fig. 13).

BIBLIOGRAPHIE

Aubréville, A. (1949.) — Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale. Paris, Soc. d'Ed. Géogr. Marit. et Colon., 351 p.

Aubréville, A. (1965). — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, t. 5, nº 2 : 153-196.

Axelrod, D. (1960). — The Evolution of Flowering plants. The Evolution of life, vol. I, Evolution after Darwin, Sol Tax Edit. Chicago : 227-305.

De Candole, A. (1857). — Prodromus, XIV.

Erdtman, G. (1952). — Pollen morphology and Plant taxonomy. Angiosperms. An introduction to Palynology I. Hafner Publ. Co, New York and London.

Feuer, M. (1977). — Pollen morphology and evolution in the Santalales s. str., a parasitic order of flowering plants. Ph. D. Dissertation University of Massachusetts, Amherst, 426 p.

Guinet, Ph. (1969). — Les Mimosacées. Étude de palynologie fondamentale. Corrélations, Evolution. Institut Français de Pondichéry, *Trav. Sect. Sci. et Tech.*, t. 9, 293 p., 20 pl.

Hendrych, R. (1962). — Divisio generis Thesium L., cum specierum euroasiaticarum respectu praecipuo. Nov. Bot. Horti Bot., Univ. Carol. Prgen. : 17-24.

Hendrych, R. (1963). — Austroamericium, Genero nuevo. *Bol. Soc. Argentina de Bot.*, vol. 10, nos 2-3 : 120-128.

Hill, A. W. (1915). — I. The genus Thesium in South Africa, with a key and descriptions of new species. *Bull. Miscel. Infor.*, nº 1 : 1-43.

Hill, A. W. (1915). — Santalaceae in Flora capensis. Vol. 5, Sect. 2 : 136-212.

Huynh, K. L. (1977). — L'aperture et la position initiale de la cellule génératrice dans le pollen hétéropolaire du genre Thesium (Santalaceae). *Bull. Soc. Neuchatelloise des Sci. nat.*, t. 100 : 127-136.

Lobreau-Callen, D. (1980). — Caractères comparés du pollen des Icacinaceae et des Olacaceae. *Adansonia*, sér. 2, t. 20, nº 1 ; 29-89.

Raven, P. H. & Axelrod, D. I. (1974). — Angiosperms biogeography and past continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, vol. 61, nº 3 : 539-673.

Shour, J. R. & Tseng, C. C. (1977). — A palynological study of Schefflera paraensis Huber ex Ducke (Araliaceae). *Grana*, vol. 16, nº 2 : 81-84.

Stearn, W. T. (1972). — Kunkeliella, a new genus of Santalaceae in the Canary Islands. *Cuad. Bot. Canar.*, vol. 16 : 11-26.

Swamy, B. G. L. (1949). — The comparative morphology of the Santalaceae : node, secondary xylem, and pollen. *Amer. Jour. of Bot.*, vol. 36 : 661-673.

Van Campo, M. (1976). — Patterns of pollen morphological variation within taxa. In the evolutionary significance of the exine, Ferguson I. K. & Muller, J. ed., Linnean Soc. Symposium Series, nº 1 : 125-137.

Walter H., Harnickell, E. & Mueller-Dombois, D. (1975). — Climate — diagram Maps of the Individual Continents and the Ecological Climatic Regions of the Earth. Supplement to the Vegetation Monographs. Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York.

Weber, H., Chr. (1977). — Anatomische Studien an den Haustorien (Kontaktorganen) von Thesium-Arten (Santalaceae). — Ber. Deutsch. Bot. Ges., vol. 90 : 439-458.

Weather Bureau (1957). — Climate of South Africa. Union of South Africa, The Government Printer and Weather Bureau, WB 22, 20 p., 32 cartes.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Mph, Grossissement 1000 : Fig. 1, *Thesium cf. costatum* Hill : intercolpium. — Fig. 2 à 4, *T. capitellatum* DC. : 2, aperture complexe ; 3, triangle polaire ; 4, intercolpium. — Fig. 5-6, *T. impressum* Steud. : 5, pôle proximal ; 6, pôle distal. — Fig. 7-9 : *T. pyrenaicum* Pourret : 7, pôle proximal ; 8, apertures complexes ; 9, intercolpium. — Fig. 10-13 : *T. australe* R. BR. : 10, aperture complexe ; 11, pôle proximal finement réticulé ; 12, pôle distal, ornementation constituée de mailles circulaires entourées chacune d'un mur circulaire et juxtaposées.

MeB : Fig. 13, structure de l'exine chez : a, *T. madagascariense* DC., × 10 000, b, *T. impressum* Steud., × 6 400. — Fig. 14, *T. frisea* L. : × 3 000. — Fig. 15-16, *T. furcale* L. : 15, × 3 000 ; 16, membrane aperturale du sillon granuleuse, tectum perforé dans l'intercolpium, × 6 000. — Fig. 17, *T. hockii* Robyns & Lavalré : tectum perforé au pôle distal, × 10 000. — Fig. 18-20 : *T. gnidaceum* DC. : 18, × 3 000 ; 19, intercolpium d'un grain subisopolaire, × 3 000 ; 20, détail de l'extrémité faiblement dichotomique d'un sillon, membrane granuleuse, × 6 000. — Fig. 21, *T. psilotoides* Hance : intercolpium, × 3 000. — Fig. 22-24 : *T. rigidum* Sond. : 22, pôle proximal lisse, × 3 000 ; 23, dichotomie de l'extrémité du sillon vers le pôle distal, × 6 000 ; 24, système apertural, × 3 000. — Fig. 25-27, *T. pawlowskianum* Lavalré : 25, intercolpium, × 3 000 ; 26, pôle proximal lisse, × 3 000 ; 27, système apertural, × 3 000. — Fig. 28-29, *T. humbertii* Cavaco & Keraudren : 28, × 3 000 ; 29, réseau, × 6 000.

T = tectum ; C = couche infratectale tendant à être columellaire ; n = nexine.

Source : MNHN, Paris

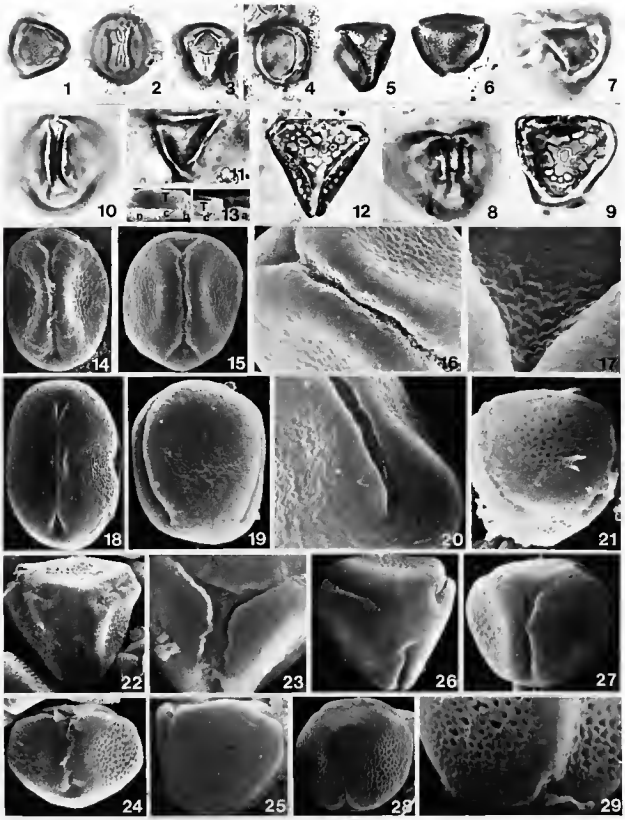


PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

ADAPTATION DE L'ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE DE QUELQUES OMBELLIFÈRES AUSTRALES EN FONCTION DES CONDITIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

PAR

Marie-Thérèse Cerceau-Larrival * et Françoise Roland-Heybacker *

Résumé. — Une ultrastructure très élaborée de l'exine (en particulier, tectum interne, tectum externe) a été mise en évidence à la suite d'observations de certaines Ombellifères australes. Cette structure a été attribuée à une adaptation à la sécheresse et à un isolement géographique ancien. Ces observations préliminaires portaient sur quelques espèces endémiques d'Australie du genre *Trachymene*.

Il a paru intéressant d'étendre l'étude à la quasi-totalité des espèces du genre *Trachymene*. Des divergences sont apparues en ce qui concerne les espèces de Nouvelle-Guinée et de Bornéo soumises à des conditions climatiques et biogéographiques très différentes de celles de l'Australie (plantes de forêts humides d'altitude).

Une comparaison a été faite avec d'autres genres endémiques d'Australie (*Uldinia*, *Xanthosia*), tous fortement adaptés à la sécheresse. Deux tendances suggérant une adaptation du sporoderme sont apparues : l'une, au niveau du tectum, rapproche *Uldinia* et *Trachymene* ; l'autre, au niveau de l'endexine, caractérise *Xanthosia*.

On retiendra la signification adaptative de l'exine, et en particulier du tectum, en fonction du climat et des conditions biogéographiques.

Summary. — A very elaborate ultrastructure of the exine has been shown (particularly, presence of internal tectum and external tectum) in some austral Umbelliferae. The preliminary observations being made on some endemic species of Australia in the genus *Trachymene*.

The present study is enlarged to the various species of the genus *Trachymene*. Compared to the australian species, differences appear in the structure of the tectum in the species of New Guinea and Borneo. The latter live in moist forests of altitude.

The results on *Trachymene* were compared with other genus endemic of Australia and adapted to drought. Two types of exine have been shown which suggest an adaptation to drought, either to the ectexine level (*Uldinia* and *Trachymene*) or to the endexine level (*Xanthosia*).

The possible adaptative significance of the exine (especially of the tectum) is discussed in function of the climate and biogeography.

Le genre *Trachymene* Rudge renferme une quarantaine d'espèces : ce sont des endémiques d'Australie pour la plupart, mais quelques-unes se rencontrent aussi, d'après Buwalda (1936), en Nouvelle-Guinée, à Bornéo, aux Célèbes, à Timor et à Flore ainsi qu'en Nouvelle-Calédonie, aux Iles Fiji et aux Philippines. Ce taxon appartient à la sous-famille des *Hydrocotyloideae* Drude (1898) considérée par Raven et Axelrod (1972) comme un exemple possible de disjonction dans l'hémisphère austral et qui refléterait la géographie de cette région, au milieu du Crétacé, quand l'Afrique, l'Amérique du Sud et l'Australie étaient connectées à l'Antarctique.

* Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 61 rue Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

Des travaux palynologiques antérieurs portant sur les Ombellifères australes, et en particulier sur certaines endémiques d'Australie, ont montré que le genre *Trachymene* serait issu d'une souche archaïque d'Ombellifères à cotylédons ronds [1] en relation avec la géoflore antarctique tertiaire (Cerceau-Larrival, 1974) et ferait partie de la sous-famille des *Azorelloideae* (Cerceau-Larrival, 1962, 1979) [2], plus ou moins différente de la sous-famille des *Hydrocotyloideae* Drude.

Une étude ontogénique du sporoderme de *Trachymene pilosa* (Roland-Heydacker et Cerceau-Larrival, 1975), et la connaissance ultrastructurale de l'exine de différentes espèces (Cerceau-Larrival 1971, 1974, Cerceau-Larrival et Derouet, 1975; Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976; Roland-Heydacker et Cerceau-Larrival, 1978) ont montré, dans le genre *Trachymene*, l'existence d'un tectum interne très important constitué d'éléments entremêlés sur plusieurs niveaux, sous un tectum externe.

En outre, certaines espèces dont le développement a pu être suivi, possèdent un cycle de végétation très court (quelques jours à quelques semaines) avec formation des inflorescences, puis des fruits, alors que les cotylédons et les feuilles primordiales sont encore présents (Cerceau-Larrival, 1979).

Cette accélération dans le développement et les caractères de l'appareil végétatif (forte pilosité) sont certainement à mettre en relation avec un climat aride ; une adaptation à la sécheresse avait également été déjà proposée (Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976) pour expliquer l'ultrastructure de l'exine des pollens des espèces étudiées.

Il a paru, dès lors, intéressant de poursuivre les investigations palynologiques à l'intérieur du genre *Trachymene* [3] (espèces endémiques d'Australie et de Tasmanie, d'une part, et celles endémiques de Nouvelle-Guinée et Bornéo [4], d'autre part, où les conditions écologiques et bioclimatiques sont fondamentalement différentes) et de les comparer à d'autres taxons endémiques d'Australie, présentant des caractères d'adaptation à la sécheresse (*Xanthosia* [5], *Uldinia* [5]), et ainsi de constater s'il y a une répercussion évidente, au niveau du pollen (gamétophyte) de l'adaptation manifestée par la plante (sporophyte).

Matériel et méthodes

Le matériel provient, dans certains cas, de plantes cultivées dans les serres du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum à Brunoy, à partir de graines envoyées par le Professeur Constance de Berkeley, ou données par le Service des Cultures du Muséum, par l'intermédiaire de J. P. Boivin. Dans d'autres cas, les inflorescences proviennent de prélèvements effectués dans les Herbiers suivants : Adélaïde (leg. Eichler), Berkeley (envoi de L. Constance), Paris (révisinn de J. P. Reduron), Sydney (rapporté par M. Strick-Rossignol). Une liste du matériel étudié est donnée en fin d'article, avec le lieu de récolte.

Les techniques sont celles habituellement utilisées au Laboratoire (Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976).

1. Les Ombellifères se répartissent en 2 lignées cotylédonaires différentes : la lignée à cotylédons ronds d'origine antarctico-tertiaire ; la lignée à cotylédons longs d'origine arcto-tertiaire (Cerceau-Larrival, 1968, 1974).

2. L'étude de la succession foliaire (FI, feuille primordiale ; FAS, feuille adulte stérile ; FAF, feuille adulte fertile) a permis d'améliorer, au niveau des sous-familles, la classification proposée en 1962 ; cette classification évolutive tient également compte des pollens fossiles d'Ombellifères trouvés dans le Paléogène (Gruas-Cavagnetto et Cerceau-Larrival, 1978).

3. Dans sa Thèse « Contribution à l'étude structurale des Ombellifères Xérophiles », R. Lemesle (1925) constate que les espèces spéciales à l'Australie du genre *Trachymene* et le genre australien *Xanthosia* se caractérisent entre autre par la présence d'une forte cutieule épidermique, par une épaisseur considérable des parois épidermiques, et par une réduction extrême du tissu parenchymateux cortical et de la moelle (caractères ayant pour but la résistance à la transpiration).

4. Une espèce de Bornéo, dans les forêts humides d'altitude, étudiée antérieurement (Cerceau-Larrival et Derouet, 1975) a montré une strate tectale simple.

5. Convergence de structure tectale déjà signalée entre *Uldinia* et *Trachymene* (Cerceau-Larrival, 1974 et Cerceau-Larrival et Derouet, 1975).

Source : MNHN, Paris

Résultats

1) *Trachymene* Rudge

Deux types ultrastructuraux de l'exine ont été observés en fonction de la répartition géographique des taxons étudiés.

* *1er type* : *Endémiques australiennes* :

L'Australie se situe entre 10° et 40° de latitude Sud, avec, d'après H. J. Frith [1] (1968) « une végétation formée de plusieurs zones vaguement concentriques entourant une région désertique. Celle-ci est excentrée sur l'Ouest, si bien qu'en Australie occidentale, la zone aride inclut la côte ».

Les endémiques étudiées sont des espèces herbacées, le plus souvent annuelles, bisannuelles dans quelques cas, localisées sur la frange littorale, dans l'Ouest, le Sud-Ouest, le Sud, le Sud-Est de l'Australie, et en Tasmanie [2] (Bentham, 1866, Black, 1964 ; Eichler, 1965). Selon la classification de Köppen [3], ces espèces se trouvent dans les zones à climat tempéré océanique (extrémité sud et sud-est de l'Australie, Tasmanie), ou sous un climat de type méditerranéen (Adélaïde et Sud-Ouest de l'Australie, climat caractérisé par des pluies d'hiver (Juillet) et d'après Huetz de Lemps (1968) « la sécheresse et la chaleur de l'été s'expliquent par la présence de hautes pressions subtropicales. Les températures moyennes sont assez élevées par suite de vagues de chaleur avec, en été, un vent de type ' Sirocco ' ».

Quant aux espèces poussant plus à l'Ouest, en Australie occidentale, elles seraient sous un climat plus ou moins désertique, la zone aride selon Frith (1968) incluant la côte. Les températures sont très contrastées, par suite d'une grande sécheresse de l'air ; les pluies sont rares et irrégulières (Huetz de Lemps, 1968).

Les espèces étudiées sont toutes caractérisées par un pollen de type ovale, de grande taille (P de 45 à 60 μ, E de 24 à 30,5 μ), à endoaperture ovale, à ectoaperture longue pouvant être bordée par une marge, à exine épaisse (4 à 5,5 μ) [4] avec un tectum très développé (2 à 3,5 μ) [5] ; ce tectum présente un tectum interne distinct d'un tectum externe (Fig. 5). La surface tectale est le plus souvent striée-réticulée (Fig. 2), mais pour deux espèces (*Tr. pilosa* et *Tr. cyanopetala*) elle est longuement striée (Cerceau-Larrival, 1971 ; Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976) [6]. Ceci pose le problème de la présence éventuelle de deux lignées de *Trachymene*.

Les espèces de la côte orientale (Nouvelle Galle du Sud) ainsi que celles du Nord-Est, sur la côte du Queensland, bénéficiant d'un climat tropical, avec une humidité plus importante, et pouvant se rencontrer en altitude, présentent, chez les échantillons étudiés (*Tr. humilis*, *Tr. incisa*, *Tr. ochracea*), un tectum interne beaucoup moins développé que chez les espèces de l'Ouest et du Sud-Ouest, et même que chez celles du Sud, du Sud-Est et de Tasmanie.

* *2e type* : *Endémiques de Nouvelle-Guinée et Bornéo* :

La Nouvelle-Guinée, grande île montagneuse, proche de l'Équateur et situé à 160 km au nord de l'Australie, a un climat pluvieux pratiquement sans saison sèche. D'après Guilcher (1968), vers 2 000 mètres, la forêt pluvieuse d'altitude a un climat équatorial de montagne, et à partir de 2 500 à 3 000 mètres, la forêt de brouillard est liée à un couvert nuageux constant. A Bornéo, les conditions climatiques sont sensiblement équivalentes. C'est, d'après Delvert (1968), « une immense forêt dense et constamment verte. Cette végétation correspond à un climat équatorial constamment chaud et humide ».

1. du C.S.I.R.O. de Canberra.
2. Île située à 160 km au Sud de l'Australie.
3. in Durand-Dastès F., 1968.
4. Toutes les mensurations de l'exine ont été faites en microscopie photonique, dans les zones polaires et subpolaires.
5. Épaisseur exceptionnelle chez les Ombellifères et qui atteint la plus grande importance chez les endémiques de l'Ouest et du Sud-Ouest de l'Australie.
6. Il faudrait, peut-être, restaurer le genre *Didiscus* pour certaines espèces.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

MeB : Fig. 1-2, *T. multiramulosum* Pilg. : **1**, système apertural et pôle distal, × 3 000 ; **2**, pôle distal, × 2 000. — Fig. 3, *T. tenuissimum* Hook. f. : réseau dans un intercolpium, × 12 000. — Fig. 4-6, *T. madagascariensis* DC. : 3, intercolpium, × 2 000 ; 5, système apertural, × 3 000 ; 6, détail de l'ectoaperture au niveau de la dichotomie, × 6 000. — Fig. 7, *T. bergeri* Zucc. : intercolpium, pôle proximal, × 3 000. — Fig. 8, *T. himalense* Royle : « réseau », × 8 000. — Fig. 9-12 : *T. impressum* Steudl. : 9, système apertural, × 2 000 ; 10, intercolpium, × 2 300 ; 11, 12, détail de l'ornementation où chaque maille est entourée par son propre mur, ces derniers étant reliés entre eux par soudure ou par l'intermédiaire de trabécules (flèche), couche infractectale, 11, × 8 000 ; 12, × 6 000. — Fig. 13, *Thesidium fragile* Sond. : vue polaire, × 3 000. — Fig. 14, *Osyridocarpos schimperianus* (Hochst.) A. DC. : système apertural, pôle distal, × 2 200. — Fig. 15 : *Quinchamalium majus* Brongn. : pôle proximal, système apertural localisé au pôle proximal avec les endoapertures subéquatoriales (E) et les ectoapertures syncolpées (e), × 2 250. — Fig. 16, *Geocaulon lividum* (Richardson) Fernald : pôle proximal lisse, × 2 000. — Fig. 17, *Choretrum pauciflorum* A. DC., × 3 000. — Fig. 18, *Jodina cuneifolia* (L) Miers p.p. pollen typiquement de Santalacées, × 2 000. — Fig. 19, *Arjona tuberosa* Cav. : pôle distal parasyncolpé, intercolpium: pôle proximal syncolpé, × 2 000. — Fig. 20, *Mida salicifolia* Cunn. : pôle distal réticulé, sillon, pôle proximal syncolpé, × 2 000.

Source : MNHN, Paris

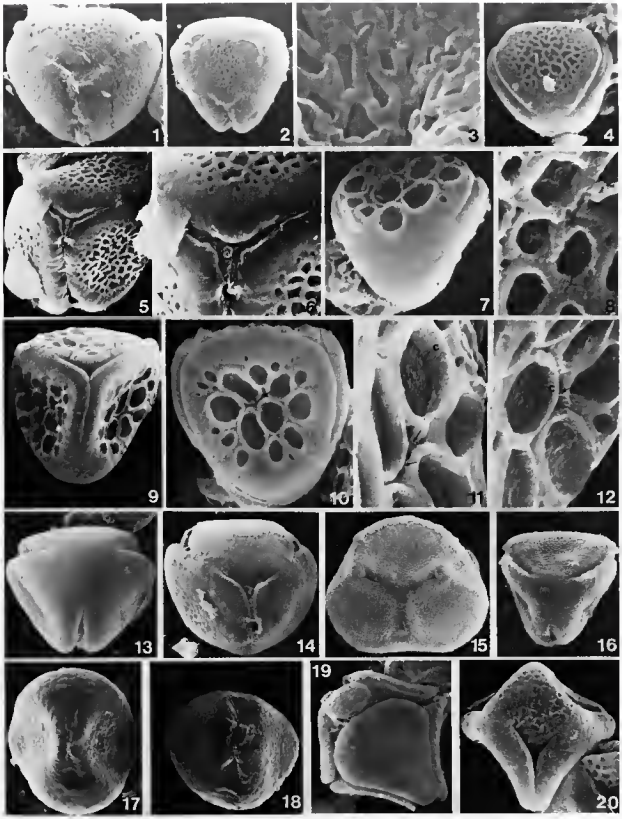


PLANCHE II

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Les espèces étudiées, considérées comme vivaces (Buwalda, 1936), ont été trouvées en altitude (1 850 à 3 600 mètres) sous un climat équatorial de l'étage montagnard.

Toutes ces espèces sont caractérisées par un pollen de taille sensiblement inférieure à celle des endémiques australiennes (P de 34 à 51 µ ; E de 18 à 21 µ), à endoaperture ovale, à ectoaperture longue sans marge (Fig. 3), exine assez épaisse (1,5 à 2,5 µ) avec un tectum relativement mince (0,5 à 1 µ), à surface tectale striée-réticulée. L'étude ultrastructurale de l'exine montre, suivant les espèces, une disparition plus ou moins complète du tectum interne alors que le tectum externe occupe pratiquement toute la strate tectale (Fig. 7 et 8).

La diminution de l'importance du tectum interne, pouvant aller jusqu'à sa disparition, a été interprétée, chez ces espèces des montagnes équatoriales vivant dans une atmosphère saturée en humidité, comme une nouvelle adaptation de la paroi pollinique (Cerceau-Larrival et Derouet, 1975).

Ces espèces sont probablement issues, par migration le long de la côte orientale montagneuse [1] de l'Australie, du groupe à tectum interne de l'Ouest, Sud-Ouest, Sud et Sud-Est de l'Australie ; au cours de cette migration, certains caractères adaptés à des conditions xérophytiques disparaîtraient en raison d'un climat de plus en plus humide.

La présence, sur la côte orientale, de quelques espèces à pollens à tectum interne réduit, semblerait confirmer cette hypothèse.

L'implantation en Nouvelle-Guinée et à Bornéo serait assez récente et, peut-être, contemporaine de celle des *Nothofagus* et des *Araucaria* [2] (Cerceau-Larrival, 1968).

2) *Autres taxons d'Ombellifères endémiques d'Australie* et présentant dans leur morphologie des caractères d'adaptation à la sécheresse.

* *Uldinia J. M. Black*

C'est un genre monospécifique (*U. ceratocarpa*) de l'Australie du Sud poussant dans les mêmes conditions que celles des *Trachymene* de la région d'Adélaïde, région caractérisée par un climat de type méditerranéen, avec sécheresse et chaleur en été. *Uldinia ceratocarpa* est une petite plante annuelle, poilue.

Le pollen est de type ovale à tendance subrhomboïdale (Fig. 1), d'assez grande taille (P = 48 µ, E = 30 µ), à ectoaperture longue, à endoaperture ovale, à exine importante (3,5 à 4 µ) avec un tectum épais (3 µ), à surface longuement striée rappelant la surface de *Trachymene pilosa*. L'étude de l'ultrastructure de l'exine a montré la présence d'un tectum interne très développé (Fig. 6) comme celui décrit pour les *Trachymene* des régions sèches. Un rapprochement entre *Uldinia* et le groupe des *Trachymene* australiens avait été envisagé (Cerceau-Larrival, 1974), notamment avec les espèces à surface striée (*Tr. cyanopetala* et *Tr. pilosa*). L'exine des *Uldinia* semble donc avoir la même réponse adaptative, par la présence d'un tectum interne, que les endémiques australiens du groupe des *Trachymene*.

* *Xanthosia Rudge :*

C'est un genre australien renfermant une vingtaine d'espèces ; ce sont des plantes herbacées, ou bien des petits arbustes, localisés essentiellement sur la frange littorale de l'Ouest de l'Australie, mais on trouve quelques espèces également sur la bande côtière dans le Sud et en Tasmanie.

Ces plantes ont souvent un aspect fortement tomenteux, dû aux longs poils jaunes [3] qui les recouvrent. Chez d'autres espèces, les feuilles sont dentées, épineuses (Bentham, 1866 ; Black, 1964 ; Eichler, 1965), et l'on peut assister dans certains cas, à une disparition presque totale du système foliaire.

1. La côte orientale montagneuse est caractérisée du Sud au Nord, par une forêt sclérophylle, puis une forêt humide subtropicale, avec le prolongement de la forêt humide équatoriale de Nouvelle-Guinée.

2. La Nouvelle-Guinée ne serait venue rejoindre l'Australie qu'à une époque relativement récente (Pliocène ?, Cerceau-Larrival, 1968), ce qui aurait permis l'arrivée de groupes d'origine antarctique, comme les *Nothofagus* et les *Araucaria*, et comme certaines Ombellifères australes dont *Trachymene* (Cerceau-Larrival, 1968 et 1974). Buwalda (1936) considère que le genre *Trachymene* typiquement australien, a pu s'étendre à la Nouvelle-Guinée, Bornéo, ... Les plissements mioplocène et postplocène de Bornéo (Delvert, 1968) seraient un argument supplémentaire en faveur de l'implantation récente des plantes d'origine australe.

3. D'où leur nom du grec *Xanthos* : jaune, in Black, 1969.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble de ces caractères est en faveur de l'adaptation de ces plantes (par divers procédés) à la sécheresse et même à l'aridité, puisque la plus grande partie d'entre elles se rencontrent sur la côte de l'Ouest considérée comme désertique.

Ce genre, comme les genres *Trachymene* et *Uldinia*, appartient à la lignée cotylédonaire ronde, mais présente un type de développement très particulier [1] pour une Ombellifère ; les cotylédons restent enfermés dans la graine (jamais libérés) et plus ou moins enfouis dans le sol, durant le début de l'ontogénie foliaire (apparition des F. l. successives).

Par son type de développement, son ontogénie foliaire, son type de pollen subcirculaire d'assez petite taille, ce genre a été considéré comme très primitif, de souche archaïque australe, probablement antérieure à celle de *Trachymene* ; *Xanthosia* serait peut-être dans la lignée ancestrale de *Trachymene* (Cerceau-Larrival, 1962, 1974).

Le pollen, de type subeirculaire (donc d'un type très primitif), est de petite taille à taille moyenne (P # E de 15 à 30 μ), à ectoaperture longue, à endoaperture ovale étirée, à exine relativement mince (2 μ), à surface tectale striée-rugulée (Fig. 4). Ce pollen se caractérise par une endexine épaisse tout autour du grain (0,5 μ) (Fig. 9 et 10), structure très inhabituelle chez les Ombellifères où, généralement, l'endexine est mince et ne s'épaissit qu'en bordure des apertures (Cerceau-Larrival, 1962, 1971 ; Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976).

Le pollen de *Xanthosia* [2] s'adapterait aux conditions de sécheresse et d'aridité, non pas en constituant un tectum épais structuré, comme dans le cas du *Trachymene* et *Uldinia*, mais en opposant la barrière de l'endexine ce qui, chez les Ombellifères, semblerait être une réaction profonde du gamétophyte (Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1978).

En conclusion, on retiendra donc, chez ces Ombellifères australes, la signification adaptative de l'exine, en réponse au climat et à la Biogéographie (épaississement de l'endexine : adaptation profonde sous le contrôle du gamétophyte : *Xanthosia* ; ectexine avec tectum structuré : adaptation plus plastique sous le contrôle du sporophyte : *Trachymene*, *Uldinia*).

BIBLIOGRAPHIE

Bentham, G. (1866). — Flora australiensis : a description of the plants of the Australian Territory — Order LVI — Umbelliferae : 334-377.

Black, J. M. (1964). — Flora of South Australia — Part III (second Ed.), 523-683. W. L. Hawes. Government Printer, Adélaïde.

Buwalda, P. (1936). — The Umbelliferae of the Netherlands Indies. N. V. Boek en Steendrukkery. Eduard Ijdo. Leiden, 220 p.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1962). — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, B, 14, 166 p., 12 Tabl., 19 Pl.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1968). — Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique Australe. Biol. Am. Austr., Ed. C.N.R.S., Paris, 4 : 113-197.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1971). — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. In « The Biology and Chemistry of the Umbelliferae », suppl. 1, *Bot. J. Linnean Soc.*, Academic Press, Londres, 64 : 109-156.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1974). — Palynologie et Répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les Géoflores tertiaires. *Sci. Géol. Bull.*, 27 (1-2) : 117-134. Strasbourg 1974.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1979). — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* Coll. Les formes de jeunesse chez les Spermaphytes, Toulouse, 126 (3) : 39-53.

1. Observé chez l'espèce *Xanthosia dissecta* Hook. *f.*

2. C'est le pollen de *Xanthosia tenuior* qui illustre, dans la planche, le type observé chez les espèces étudiées. Cette espèce est considérée par Lemesle (1926) comme une des Ombellifères australiennes le plus profondément xérophile, avec en particulier une moelle très réduite totalement lignifiée et des fibres sclérenses sous épidermiques.

Source : MNHN, Paris

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. et DEROUET, L. (1975). — Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de l'exine de pollens d'Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Coll. Palynologie, 122 : 93-95.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. et ROLAND-HEYDACKER, F. (1976). — The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains, in « The evolutionary significance of the exine », I. K. FERGUSON & J. MULLER (eds.). *Linn. Soc. Symp.*, ser. 1 : 481-498.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. et ROLAND-HEYDACKER, F. (1978). — Apport de la Palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles, in « Contributions Pluridisciplinaires à la Systématique ». *Actes du 2e Symp. Intern. sur les Ombellifères* (Perpignan 1977). A. M. CAUWET-MARC & J. CARBONNIER (éds) : 213-226. C.N.R.S. et Centre Universitaire de Perpignan.

DELVERT, J. (1968). — Bornéo, in Encyclopedia Universalis, vol 3 : 441-444. Encyclopedia Universalis France (éd.), Paris.

DRUDE, O. von (1898). — Umbelliferae, in « Die natürlichen Pflanzenfamilien », A. ENGLER & K. PLANTL (eds). Wilhelm Engel mann Verl., Leipzig, vol. III : 63-250.

DURAND-DASTES, F. (1968). — Climatologie. In Encyclopedia Universalis, vol IV : 618-624. Encyclopedia Universalis France (éd.), Paris.

EICHLER, H. (1965). — Suppl. to J. M. BLACKS. Flora of South Australia, 385 p. W. L. HAWES. Government Printer, Adélaide.

FRITH, H. J. (1968). — Australie. In Encyclopedia Universalis, vol 2 : 819-821. Encyclopedia Universalis France (éd.).

GRUAS-CAVAGNETTO, C. et CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1978). — Présence de pollens d'Ombellifères fossiles dans le Paléogène du Bassin Anglo-Parisien : premiers résultats, in « Contributions Pluridisciplinsaire à la Systématique ». *Actes du 2e Symp. Inter. sur les Ombellifères* (Perpignan 1977). A. M. CAUWET-MARC & J. CARBONNIER (éds.), 255-263. C.N.R.S. et Centre Universitaire de Perpignan.

GUILCHER, A. (1968). — Nouvelle-Guinée. In Encyclopedia Universalis, vol. II : 922-923. Encyclopedia Universalis FRANCE (éd.), Paris.

HUETZ DE LEMPS, A. (1968). — Australie. In Encyclopedia Universalis, vol II : 815-819. Encyclopedia Universalis France (éd.), Paris.

LEMESLE, R. (1926). —.Contribution à l'étude structurale des Ombellifères xérophytes *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10e série, 3 : 138 p., 30 Pl. Masson & Cie (éd.), Paris.

RAVEN, P. H. et AXELROD, D. I. (1972). — Plate tectonics and Australasian Palaeo-biogeography. The complex biogeographic relations of the region reflect its geologic history. *Science*, 176 : 1379-1386.

ROLAND-HEYDACKER, F. et CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1975). — Ontogénie du pollen de *Trachymene pilosa* (Ombellifère) en microscopie électronique par transmission. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Coll. Palynologie, 122 : 125-127.

ROLAND-HEYDACKER, F. et CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1978). — Ultrastructure du tectum de pollens d'Ombellifères. *Grana*, 17 : 81-89.

LISTE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

Trachymene Rudge

T. adenodes Buwalda — Papua. Mt Albert-Edward, E side, slope leading to the West Dome, alt. 3 300 m, 23-1-1965, P. van Royen NGF 30 090. Leg Constance, 636 (UC).

T. anisocarpa (Turcz) Burtt — Australie, SW A 1913, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW).

T. arfakensis (Gibbs) Buwalda — Nederlands Nieuw-Guinea, Bivouac « Noordpool », Anggi Gitta Lake, Arfak Mts., alt. 1 850 m, (9.1.1962), Sleumer et Vink BW 14 030, leg Constance, (UC).

T. australis Benth. — Port Phillip, Baron F. von Mueller, Phytologic Museum of Melbourne, (P).

T. billiardieri F.v.M. var. *ovata* — Rylstone, NSW, Mc Kee, 4.6.50, herbier Vlasta Bedesova, (P).

T. bivestita (Domin) L. Johnson — Queensland, 1962, Australie, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW).

Source : MNHN, Paris

T. caerulea (Hooker) Graham — Herbier de Sydney, Australie, WA 1967, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW).
T. caerulea Graham (*Didiscus caeruleus* Hook — *Hugelia cyanea* Reich) — Nouvelle Hollande, herbier A. N. Desvaux (P.).
T. composita (Domin) B. L. Burtt. — Dr. A. Morrison, 17.12.1892, Victoria Oakleiga (ex herbier Kew), (P).
T. cyanantha de Bayland — Australie, Queensland 1967, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW).
T. cyanopetala (F.v.M.) Benth. — Australie, WA 1967, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW).
T. glandulosa (F.v.M.) Benth. — Nvelle Guinée, Boyle Creek, Mareeba, 600 m, Mc Kee 9153, 17.4.1962, (P).
T. glandulosa (F.v.M.) Benth. (*Didiscus glandulosus* (F.v.M.) — Australie, Kumberley District, C. W. Nynlasy, 1887, (P).
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. — Australie, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW), 1971.
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. — South Australia, Northern Flinders Range, SE Gammon Range (ca 75 km E of Leigh Creek), Between Loch Ness Wall (upper Balcanvona Creek Valley) and first Creek E of Loch Ness, leg Eichler nº 12937, 23.9.1956 (AD).
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. — South Australia, ca 25 km W of Arkaroola Sanctuary Headquarters, ca 95 km ENE of Leigh Creek, Flinders Range, 17.10.1971, R.H. Kuchel 2918, (UC).
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. (*Didiscus glocifolius* F.v.M.) — South Australia, Mt. Lyndhurst, M. Koch, 9.1899, (P).
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. (*Didiscus glaucifolius* F.v.M.) — New South Wales 1900, (P).
T. glaucifolia (F.v.M.) Benth. — Australie, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW), 1971.
T. humilis (Hook.f.) Benth. — Australian Alps, Victoria. Bogong High Plains ; Above Fall's Creek Ski Village, near Frying Pan (above Ski lift from Skyline Lodge), ca. 1 780 m, leg Eichler, 31.1.1958, nº 14636, Eichler).
T. humilis (Hook.f.) Benth. — (*Didiscus humilis* Hook.) — Australian Alps, F.v.Mueller (P).
T. incisa Rudge — Australie, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW) 1965.
T. incisa Rudge (*Didiscus albiflorus* DC.) — Nvelle Hollande, herbier A. Lunet, ex herbier Dunant, Bourgeau (P).
T. koebrensis (Gibbs) Buwalda — Nederlands Nieuw-Guinea : Mt. Kobrei-mot (Koë Bré), WSW of Testega, between Anggi Lakes, Arfak Mts, alt. 2 360 m, 16.1.1962, Sleumer et Vink BW 14 167. Leg. Constance, (UC).
T. linearis Spreng. — Nouvelle Guinée, Creek above lagoon Wondahyne, HS Mc Kee 6691, (NSW).
T. ochracea L. A. Johnson — Australie, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW) 1969.
T. ochracea L. A. Johnson — New South Wales, Mulgowen Station, 35 miles S of Bourke, 17.10.1963, E. F. Constable 4563 (NSW 67430). Leg. Constance, (UC).
T. pilosa Sm. — South Australia. Chauncey's Line Reserve (ca. 60 km SE of Adélaïde). Ca 800 m N of Chauncey's Line on first ridge of white sand near the road to Monarto South (ca. 13 km S of railway line crossing). Leg Eichler, 23.9.1958 nº 14947, (AD).
T. pilosa Sm. — Jardin du Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle à Brunoy. nº 3471. 21.3.1977.
T. pilosa Sm. — Jardin du Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle à Brunoy. nº 2946 repiqué. 28.5.1974.
T. saniculaefolia Stapf — North Borneo : middle and Upper slopes of Mt. Kinabalu, 6 000-12 000 feet, 17.7.1963, G. Gillett 1323. Leg Constance, (UC).
T. saniculaefolia Stapf — New Guinea : NE of Lake Aunde, Mt. Wilhelm, Eastern Highland District, alt. 3 600 m 145º5 E, 5º45 S, 7.5.1965, M. M.J.v. Balgoov 248. Leg. Constance, (UC).

Uldinia Black

U. ceratocarpa (Fitzg) Burbidge — South Australia. Eastern Nullarbor Plain 2 km east of Ooldea — ca. 265 km west of Tarcoola. D. J. E. Whibley nº 780, 23.9.1960, (AD).
U. ceratocarpa (Fitzg.) Burbidge — South Australia. North West Plains. Lake Yarle, south side, ca. 15 km north of Watson. Watson is on the East-West railway ca. 240 km east of Western Australian border. Sandhills. Leg P. Wilson nº 1770, 19.9.1960. (AD).

Xanthosia Rudge

X. ciliata Hook. — Australia, District Swan, E. Pritzel 166, 12.1901. (P).
X. juncea Benth. — Australia, District Swan, E. Pritzel 297, mars 1901 (P). [1]
X. tenuior Benth. — Australie, WA 1911, rapporté par Strick-Rossignol, (NSW). [1]
X. tridentata DC. — New South Wales, Bauerlen, baron F. v. Mueller, Ph et M. D. (P).
X. tridentata DC. — Australie. Robert Brown, 19.1.1884. (P).

1. *Xanthosia juncea* Benth. = *Schoenolaena juncea* Bunge ; *Xanthosia tenuior* Benth. = *Schoenolaena tenuior* Bunge.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

MEB : pollens acétolysés ; 1-4 : pollens entiers ; 5-7-9 : cassures aux ultrasons.
MET : fixation glutaraldéhyde-osmium ; test PATAg ; 6-8-10.
Abréviations utilisées : Ap, aperture ; C, columelle ; EN, endexine ; IN, intine ; S, sole ; T, tectum ; Te, tectum externe; Ti, tectum interne.

1-4. **Pollens entiers.** × 1 500.

1. ***Uldinia ceratocarpa.*** Pollen ovale à subrhomboïdal, exine striée.
2. ***Trachymene aniseocarpa.*** Pollen ovale, exine striée-réticulée, marge aperturale.
3. ***Trachymene saniculaefolia.*** Idem, sans marge aperturale.
4. ***Xanthosia ciliata.*** Pollen subcirculaire, exine striée-rugulée.

5. ***Trachymene aniseocarpa.*** Tectum interne très développé. Adaptation à un climat sec. × 15 000.
6. ***Uldinia ceratocarpa.*** Idem. × 25 000.
7. ***Trachymene arjakensis.*** Tectum interne en régression, tectum externe épais. Adaptation à un climat humide. × 8 250.
8. ***Idem.*** × 25 000.
9. ***Xanthosia tenuior.*** Endexine épaissie tout autour du grain, ectexine sans tectum interne. Autre adaptation à la sécheresse. × 8 000.
10. ***Idem.*** × 11 000.

Source : MNHN, Paris

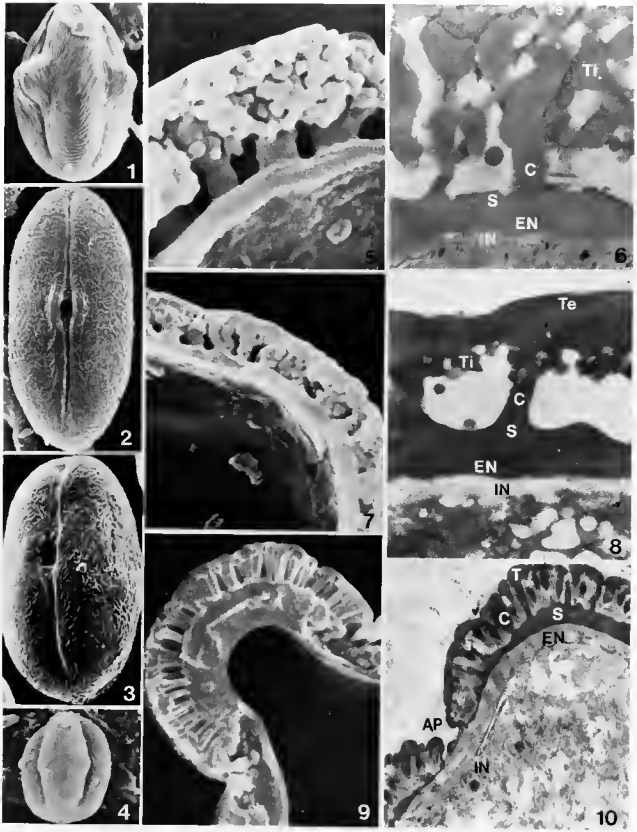


PLANCHE I

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CARACTÉRISTIQUES TECTALES DE CERTAINES OMBELLIFÈRES INDIENNES ET HIMALAYENNES RELATIONS AVEC LE CLIMAT ET LA BIOGÉOGRAPHIE

PAR

Marie-Thérèse CERCEAU-LARRIVAL * et Marie-Claire CARBONNIER-JARREAU *

Résumé. — Le genre *Heracleum* L. *s.l.* renferme environ 80 espèces se répartissant en plusieurs groupes biogéographiques.

L'étude palynologique, en plus de l'intérêt systématique, apporte des informations sur l'histoire de l'Évolution biogéographique et bioclimatique de ces groupes qui se sont édifiés, depuis le Miocène, avec des adaptations à des conditions biogéographiques et bioclimatiques différentes :

— changements de type pollinique (adaptation très profonde puisqu'elle touche le gamétophyte),

— spécialisation du tectum comme celle observée chez les endémiques des montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan et chez les endémiques de l'Himalaya qui sont, toutes, des plantes adaptées à des conditions humides d'altitude de l'étage montagnard équatorial ou tropical.

Cette spécialisation au niveau de l'ectexine traduirait l'influence du sporophyte adapté à des conditions bioclimatiques bien particulières. Ces caractéristiques tectales seraient aussi en faveur des relations biogéographiques anciennes qui ont dû exister entre les ancêtres des espèces actuelles, endémiques de territoires séparés.

Summary. — *Heracleum L. s.l.* is a genus with 80 species distributing in several biogeographical groups.

Palynological research, in addition to the taxonomic interest, shows up informations on the History and biogeographical and bioclimatic Evolution of these groups, that set up since the Miocene time with adaptation to different biogeographical and bioclimatic conditions may be result :

— changes in pollen type (deep adaptation because it affects the gamatophyte),

— tectal specialization in the case of endemics of south mountains of India and Ceylan, and endemics of Himalaya, that are plants adapted to altitudinal moist condition in the tropical or equatorial highlands.

This specialization in the ectexine would reflect the sporophyte influence adapted to particular bioclimatic conditions. These tectal characters would be in favour of archaic biogeographical relations between the ancestors of the actual species, endemics of separated territories.

Le genre *Heracleum* L. *s.l.* renferme environ 80 espèces (WILLIS, 1966) se répartissant en plusieurs groupes biogéographiques : montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan, Himalaya, hautes montagnes d'Asie Centrale (Pamir), Turkestan, Hindou Kouch, Caucase, montagnes et régions boisées d'Eurasie tempérée, d'Amérique du Nord et d'Afrique septentrionale, montagnes d'Afrique tropicale.

Ce genre appartient à la sous-Famille des *Apioideae* Drude et à la tribu des *Pastinaceae* [1] (K.Pol.)

* Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 61 rue de Buffon, 75005 Paris.

1. Comme les genres *Tetrataenium* (DC.) Manden., *Tordyliopsis* DC., *Semenovia* Rgl. et Herd., *Trigonosciadium* Boiss., *Symphyoloma* C.A.M., *Pastinacopsis* Golosk., *Pastinaca* L., *Tordylium* L., *Hasselquistia* L., *Condylocarpus* Hoffm , *Malabaila* Hoffm., *Stenotaenia* Boiss., *Zozimia* Hoffm.

Source : MNHN, Paris

Manden., que MANDENOVA (1950) considère comme pouvant dériver de la branche la plus ancienne de la Famille (la sous-Famille des *Hydrocotyloideae* Drude) [1] et, en remontant encore plus loin, des ancêtres probables des Ombellifères, les Araliales.

Une récente proposition de classification évolutive (CERCEAU-LARRIVAL, 1979), précise, par l'ontogénie foliaire et le mode de développement [2], au niveau des sous-Familles, la classification proposée en 1962 et établie d'après la lignée cotylédonaire (Longue ou Ronde), le type pollinique, et d'après des observations faites sur l'appareil végétatif adulte, l'inflorescence et le fruit.

Dans cette nouvelle proposition, le groupe des *Heracleum s.l.* se trouve dans la sous-Famille des *Steganotaenioideae* [3] qui serait issue de la sous-Famille des *Azorelloideae* (plus ou moins équivalente à la sous-Famille des *Hydrocotyloideae* Drude) et qui serait d'origine antarctico-tertiaire et la souche des Ombellifères à cotylédons ronds (CERCEAU-LARRIVAL, 1968, 1974).

Il y a donc une convergence de vue avec MANDENOVA à la fois sur l'origine possible de ce groupe et sur l'archaïsme de certains taxons.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le matériel indien et de Ceylan a été récolté et envoyé par F. BLASCO.

Le matériel himalayen provient de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et de l'Herbier du Royal Botanic Gardens de Kew.

Le matériel ayant servi de point de comparaison provient :

pour le matériel africain, de l'Herbier de O. HEDBERG ;

pour le matériel américain et eurasiatique, de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Le matériel du Caucase provient de l'Herbier de I. MANDENOVA et de l'Herbier de Tbilissi (Géorgie), et de cultures entreprises dans le parc du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum à Brunoy.

Pour la liste du matériel étudié, se reporter à la liste fournie à la suite des travaux pluridisciplinaires entrepris par MANDENOVA et Coll. dans le cadre de la R.C.P. 286 [4].

Pour l'observation au microscope photonique, les pollens sont acétolysés selon la méthode de ERDTMAN (1943).

Pour l'observation au microscope électronique à balayage, les pollens acétolysés sont cassés aux ultrasons selon la méthode de CERCEAU et coll., (1970).

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

— *Endémiques des montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan.*

Dans un rapport interne de la RCP 286 [4], sur l'écologie des *Heracleum* du Sud de l'Inde, BLASCO (1974) signale que : « Tous les *Heracleum* connus dans le Sud de l'Inde, sauf *H. ceylanicum* Gard., sont endémiques. Cette espèce est d'ailleurs la seule connue à Ceylan [5] contre 7 [6] au moins dans le Sud de

1. Étant donné la présence de certains caractères archaïques, comme le tissu sclérenchymateux dans le péricarpe.

2. Avec le support des pollens fossiles trouvés dans des sédiments paléogènes (GRUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978).

3. Des pollens fossiles de type *Steganotaenia* Hochst. ont été découverts dans des sédiments paléogènes du Bassin Anglo-parisien (GRUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978). De plus, *Steganotaenia araliacea* a une plantule et des formes de jeunesse qui ne sont pas sans rappeler celles de certaines Araliacées de type *Aralia* (CERCEAU-LARRIVAL, 1978).

4. RCP 286 : « Recherche pluridisciplinaires sur la systématique des Angiospermes : Application aux Ombellifères ».

5. L'île a été séparée du continent à partir du Miocène (LEGRIS, 1963).

6. *H. sprengelianum* W. et A. ; *H. pedatum* Wight ; *H. rigens* Wall. ; *H. candolleanum* Gamble (espèce morphologiquement proche de *H. rigens*) ; *H. courtallense* Gamble (semble être un écotype de *H. rigens*) ; *H. aquilegifolium*

Source : MNHN, Paris

l'Inde... Les *Heracleum* sont orophiles [1], apparemment inconnus au-dessous de 1 000 m et tous sont signalés sur les Ghats occidentaux [2]... Ce sont pour la plupart des végétaux de climats tropicaux montagnards capables de survie en hiver et de régénération végétative grâce à des rhizomes. »

Blasco signale également que ces plantes fleurissent pendant la saison des pluies, donc dans des conditions pluvieuses et nébuleuses.

Les observations palynologiques effectuées dans le cadre de la RCP 286 (Cerceau-Larrival et Coll., 1977 ; Cerceau-Larrival et Carbonnier-Jarreau in Mandenova, 1978) ont montré que les échantillons étudiés avaient soit un type primitif subrhomboïdal (*H. aquilegifolium*, *H. concanense*, *H. pedatum* [3], *H. sprengelianum*, *H. rigens* [4]) (Pl. I : 3, 5, 10, 18), soit un type sensiblement plus évolué à tendance subrectangulaire (*H. ceylanicum* des Palni) (Pl. I : 9), soit un type évolué (*H. hookerianum*, *H. ceylanicum* de Ceylan) (Pl. 1 : 1, 2).

Mais, dans tous les cas, l'ectexine est formée d'un tectum structuré, (Pl. 1 : 18) composé de plusieurs niveaux de portées [5], le niveau le plus externe donnant une surface tectale rugulée à striée de façon dense (Pl. 1 : 9, 10). Cette structure tectale, inhabituelle chez les types polliniques observés, a été considérée comme une adaptation possible à des conditions humides d'altitude, près de l'équateur (Cerceau-Larrival et Coll., 1977).

Endémiques de l'Himalaya.

Les échantillons étudiés proviennent de l'étage montagnard des quatre grandes divisions géographiques longitudinales définies par Bordet (1961) d'Ouest en Est : l'Himalaya du Penjab, l'Himalaya du Kumaon, l'Himalaya du Népal et l'Himalaya de l'Assam.

D'après Legris (1963, p. 82-83) : « Les Himalayas forment un système complexe à trois dimensions, les pluies et la végétation y varient suivant la longitude, la latitude, l'altitude... la mousson pénètre à l'intérieur du système en se déchargeant sur les barrières successives. »

Les observations palynologiques effectuées dans le cadre de la RCP 286 (Cerceau-Larrival et Coll., 1977 ; Cerceau-Larrival et Carbonnier-Jarreau in Mandenova, 1978) ont montré que, quelle que soit la provenance des échantillons et la différence du type pollinique (subrhomboïdal : *H. jacquemontii* C. B. Clarke (Pl. 1 : 6, 13) ; subrhomboïdal à tendance subrectangulaire : *H. bivittatum* H. de Boissieu, *H. sublineare* C. B. Clarke, *H. wallichii* DC. (Pl. 1 : 4, 16, 17, 20 et 21) ; subrectangulaire : *H. barmanicum* Kurz., *H. obtusifolium* Wall., *H. candicans* Wall., *H. nepalense* Don., *H. cachemiricum* C. B. Clarke, *H. pinnatum* C. B. Clarke (Pl. I : 7, 11, 12) le tectum est structuré (Pl. 1 : 16), composé de plusieurs niveaux de portées, le niveau le plus externe donnant une surface rugulée à striée de façon dense (Pl. 1 : 11, 12, 13, 17, 19, 20, 21) ; cette structure tectale est tout à fait similaire à celle observée chez les endémiques des montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan.

C. B. Clarke (espèce problématique des Anamalai) ; *H. concancuse* Dalz. ; *H. hookerianium* Wight et Arnott. (serait une forme juvénile de *H. rigens*).

1. A l'exception de *H. pedatum* Wight qui, toujours d'après Blasco (1974), serait exclusivement sciaphile.

2. D'après Legris (1963), « Les Ghats occidentaux jouent un rôle très important dans la distribution des climats. Les versants occidentaux escarpés sont les premiers obstacles rencontrés par les courants de mousson du Sud-Ouest. Toute la côte occidentale est donc très arrosée, les précipitations sont de l'ordre de 1 800 à 2 000 mm dans la plaine, mais peuvent atteindre 5 000, même 6 000 mm dans le haut des versants. Les versants orientaux au contraire sont secs et une large zone semi-aride couvre le plateau du Dekkan ».

3. Une révision récente faite par Mukherjee et Constance (1974) a abouti à la proposition d'une nouvelle combinaison : *Vanasushava pedata* (Wight) Mukherjee et Constance. L'originalité de cette plante par rapport au genre *Heracleum* L. a été précisée par la phytochimie (Carbonnier et Molho, 1977) et le type pollinique (Cerceau-Larrival et Coll., 1977).

4. Dans une révision récente du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden., Mandenova (1977) considère ce taxon comme le type du genre et voici les espèces qui entreraient, pour Mandenova, dans la composition du genre : *Tetrataenium rigens* (Wall.) Manden. *T. nepalense* (Don) Manden., *T. sprengelianum* (W. et A.) Manden., *T. hookerianum* (W. et A.) Manden. et *T. olgae* (Rgl. et Schmalh.) Manden.

5. Pour la définition palynologique de ce terme voir Cerceau-Larrival, 1971 ; Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker, 1976.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

La convergence de structure tectale, indépendante du type pollinique, entre les endémiques himalayennes et les endémiques des montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan, suggère une même adaptation à des conditions humides d'altitude de l'étage montagnard tropical ou équatorial.

Ainsi, l'étude palynologique du genre *Heracleum s.l.*, en plus de l'intérêt systématique (Cerceau-Larrival, 1962, 1963, 1971 ; Cerceau-Larrival et Coll., 1977 ; Cerceau-Larrival et Carbonnier-Jarreau in Mandenova et Coll., 1978), apporte des informations sur l'Histoire de l'Évolution bioclimatique et biogéographique de ces groupes et, en particulier, des espèces indiennes et himalayennes qui ont été rapprochées. Ces espèces constitueraient le stock le plus archaïque, dont l'origine remonterait avant le Miocène (Mandenova, 1959) ; ce sont des plantes adaptées à un climat équatorial ou tropical d'altitude avec, au niveau du pollen, des caractéristiques tectales bien particulières mises en évidence dans l'étude palynologique du genre monospécifique *Vanasushava* (Cerceau-Larrival et Coll., 1977).

Cette étude palynologique du genre *Heracleum s.l.* a également permis de distinguer les espèces du Turkestan : *H. olgae* Rgl. et Schml. (Pl. 1 : 14, 15) (pollen subrectangulaire, à structure tectale simple), de l'Indou Koueh : *H. afghanicum* Kitam. (Pl. 11 : 1, 2, 3, 4, 5) et du Caucase : *H. mantegazzianum* Som. et Lev. (Pl. 11 : 6, 7, 8, 9) adaptées à un climat subtropical à tempéré d'altitude et issues, probablement, du précédent groupe vers la fin du Tertiaire (pollen ovale à structure tectale simple).

De ce dernier groupe auraient dérivé : les espèces des montagnes d'Europe : *H. sphondylium* L. (Pl. 11 : 15, 16) (pollen ovale, à structure tectale simple comme les espèces de l'Indou Koueh et du Caucase) qui se sont adaptées à des conditions climatiques plus tempérées ; l'espèce unique d'Amérique du Nord : *H. lanatum* Michaux (pollen tout à fait comparable à celui de *H. afghanicum*) ; ainsi que les endémiques africaines (espèces d'altitude du Mt. Kenya : *H. elgonense* (Wolff.) Bullock) (Pl. 11 : 10, 11, 12, 13, 14) qui ont retrouvé en altitude des conditions climatiques leur permettant de se maintenir (pollen subrectangulaire avec un tectum structuré).

Au cours de ces grandes migrations qui, depuis le Miocène, ont permis l'édification de ces groupes biogéographiques qui peuvent présenter des adaptations à des conditions climatiques différentes, on assiste à des changements de forme du pollen (changements dans le contour interne de l'endexine), qui correspondent à des genres différents (*Tetrataenium, Vanasushava, Heracleum s.s.*), ce qui traduirait une adaptation très profonde, puisqu'elle touche le gamétophyte (endexine).

Chez les endémiques des montagnes du Sud de l'Inde et de Ceylan et chez les endémiques de l'Himalaya qui sont, toutes, des plantes adaptées à des conditions humides d'altitude de l'étage montagnard équatorial ou tropical, une spécialisation similaire, au niveau de l'ectexine (tectum structuré), traduirait l'influence du sporophyte adapté à des conditions bioclimatiques bien particulières. Ces caractéristiques tectales seraient en faveur des relations biogéographiques anciennes qui ont dû exister entre les ancêtres des espèces actuelles, endémiques de territoires séparés.

BIBLIOGRAPHIE

Blasco, F. (1974). — Écologie des *Heracleum* du Sud de l'Inde. Document RCP 286.

Bordet, P. (1961). — Recherches géologiques dans l'Himalaya du Népal, région de Makalu. C.N.R.S., 9 pl., 7 cartes, 275 p. Paris.

Carbonnier, J. & Molho, D. (1977). — Contribution phytochimique à l'étude de la position systématique de *Vanasushava pedata* (Wight) Mukh. et Const. (*Heracleum pedatum* Wight) *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3e sér., 484, Sci. Physico-chim., *12* : 1-17.

Cerceau-Larrival, M.-Th. (1962). — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. B, *14* : 166 p.

Source : MNHN, Paris

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1963). — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes — 2. *Tordylinae* Drude. *Pollen et Spores, 5* : 297-323.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1968). — Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique australe. *Biol. Am. austr.* C.N.R.S., IV : 103-172.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1971). — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. In : The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. suppl. 1, *Bot. J. Linn. Soc., 64* : 109-156.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1974). — Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relation avec les géoflores tertiaires. *Sci. Géol. Bull., 27* (1-2) : 117-134.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1979). — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : série foliaire des Ombellifères. Coll. « Les formes de jeunesse chez les Spermaphytes ». Toulouse 1978. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126 (3) : 39-53.

CERCEAU, M.-Th. HIDEUX, M. MARCEAU, L. et ROLAND, F. (1970). — Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sc. Paris, 270* : 66-69.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., ROLAND-HEYDACKER, F. et CARBONNIER-JARREAU, M.-C. (1977). — Contribution palynologique à l'étude de *Vanasushava pedata*, Ombellifère archaïque du Sud de l'Inde. *Pollen et Spores*, XIX (2) : 285-297.

EROTMAN, G. (1943). — An introduction to pollen analysis. *Verdoorn. New Ser. Pl. Sci.* Books 12. Waltham, Mass.

GRUAS-CAVAGNETTO, C. et CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th. (1978). — Présence de pollen d'Ombellifères fossiles dans le paléogène du Bassin Anglo-parisien : premiers résultats *Actes du 2e Symp. Intern. sur les Ombellifères*. « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). C.N.R.S. et Centre Universitaire de Perpignan : 255-267.

LEGRIS, P. (1963). — La végétation de l'Inde. Écologie et Flore. V — Géographie forestière du Monde, 1re Section : l'Asie. *Vol. 2* : l'Asie Méridionale, *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, 589 p. C.N.R.S. et Faculté des Sciences de Toulouse.

MANOENOVA, I. P. (1950). — Espèces caucasiennes du genre *Heracleum*. Monogr. (en russe). *Systematics and Plant. Geogr.* (ser. A). Acad Sci. Georgie, Tbilissi (Ed), 103 p.

MANDENOVA, I. P. (1959). — Matériel pour la systématique de la tribu des *Pastinaceae* K.-Pol. *emend* Manden. (*Umbelliferae — Apioideae*) Monogr. (en russe). *Trudy Tbilissi Bot. Inst., 20*, Acad. Sci. Georgie Tbilissi (Ed) : 57 p.

MANDENOVA, I. P. (1977). — Le genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Newsletters Umbelliferae, 2* : 28-29.

MANDENOVA, I.P., CARBONNIER, J., CARBONNIER-JARREAU, M. C., CAUWET-MARC, A. M., CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., GUYOT, M., MOLHO, D. et RENURON, J. P. (1978). — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC). Manden. (*Pastinaceae* K.-Pol. *emend* Manden. ; *Apioideae*). *Actes du 2e Symp. Intern sur les Ombellifères* « Contributions pluridisciplinaires à la systématique ». Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). C.N.R.S. et Centre Universitaire de Perpignan : 675-725.

MUKHERJEE, P. K. et CONSTANCE, L. (1974). — *Vanasushava*, an old South Indian *Umbelliferae* renamed *Kew Bull.* G. B., *29* (3) : 593-596.

WILLIS, J.-C. (1966). — A dictionary of the flowering plants and ferns. 7e Ed, rev. H. K. AIRY SHAW. Cambridge. University Press., 1214 p.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

1 — Heracleum ceylanicum de Ceylan — M. Ph. G × 1 000.
2 — Heracleum ceylanicum de Ceylan — M. Ph. G × 1 000.
3 — Heracleum sprengelianum — M. Ph. G × 1 000.
4 — Heracleum subline are — M. Ph. G × 1 000.
5 — Heracleum concanense — M. Ph. G × 1 000.
6 — Heracleum jacquemontii — M.Ph. G × 1 000.
7 — Heracleum nepalense — M. Ph. G × 1 000.
8 — Heracleum olgae — M. Ph. G × 1 000.
9 — Heracleum ceylanicum des Palni — M.E.B. G 2 200.
10 — Heracleum concanense — M.E.B. G × 2 300.
11 — Heracleum candicans — M.E.B. G × 2 400.
12 — Heracleum nepalense — M.E.B. G × 2 100.
13 — Heracleum jacquemontii — M.E.B. G × 2 200.
14 — Heracleum olgae — M.E.B. G × 2 200.
15 — Heracleum olgae — M.E.B. G × 5 500.
16 — Heracleum wallichii — M.E.B. G × 11 000.
17 — Heracleum subline are — M.E.B. G × 2 200.
18 — Heracleum aquilegifolium — M.E.B. G × 24 000.
19 — Heracleum candicans — M.E.B. G × 6 000.
20 — Heracleum wallichii — M.E.B. G × 4 125.
21 — Heracleum wallichii — M.E.B. G × 4 125.

Source : MNHN, Paris

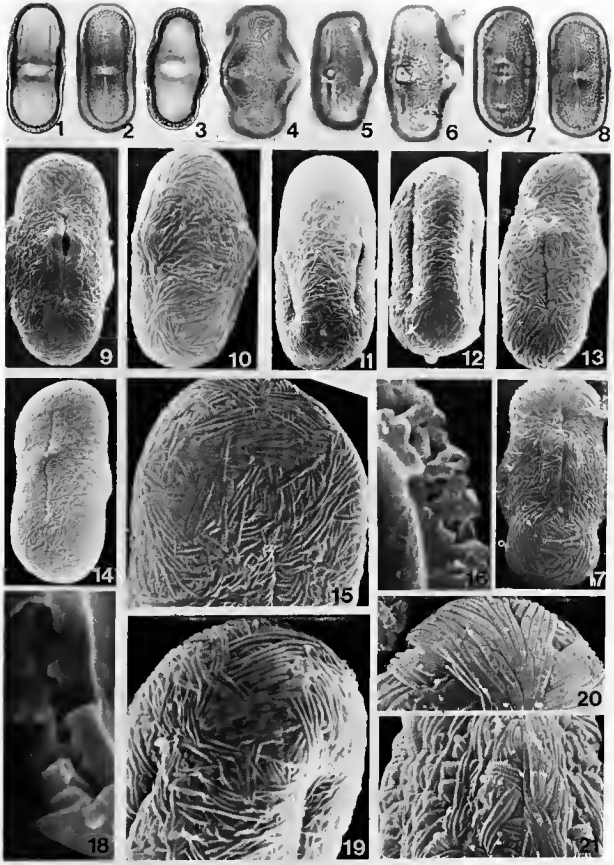


PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

1 — Heracleum afghanicum — M. Ph. G × 1 000.
2 — Heracleum afghanicum — M. Ph. G × 1 000.
3 — Heracleum afghanicum — M.E.B. G × 2 000.
4 — Heracleum afghanicum — M.E.B. G × 11 000.
5 — Heracleum afghanicum — M.E.B. G × 5 500.
6 — Heracleum mantegazzianum — M. Ph. G × 1 000.
7 — Heracleum mantegazzianum — M. Ph. G × 1 000.
8 — Heracleum mantegazzianum — M.E.B. G × 11 000.
9 — Heracleum mantegazzianum — M.E.B. G × 10 000.
10 — Heracleum elgonense — M. Ph. G × 1 000.
11 — Heracleum elgonense — M. Ph. G × 1 000.
12 — Heracleum elgonense — M.E.B. G × 15 000.
13 — Heracleum elgonense — M.E.B. G × 10 000.
14 — Heracleum elgonense — M.E.B. G × 2 000.
15 — Heracleum sphondylium — M. Ph. G × 1 000.
16 — Heracleum sphondylium — M.E.B. G × 18 000.

Source : MNHN, Paris

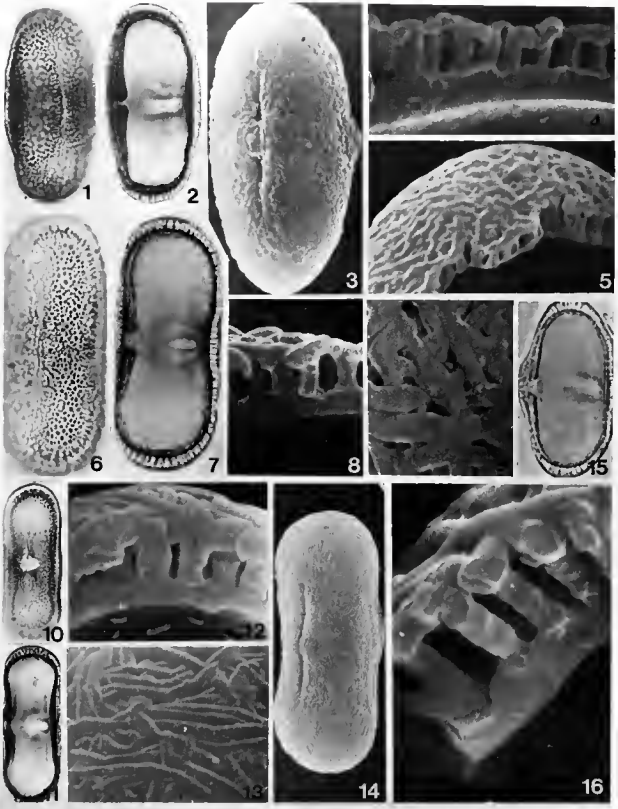


PLANCHE II

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

QUELQUES REMARQUES SUR L'ULTRASTRUCTURE DU POLLEN DE DEUX ESPÈCES DE LA SOUS-FAMILLE DES *PAPILIONIOIDEAE* (*LEGUMINOSAE*) EN RELATION AVEC LE MICROENVIRONNEMENT (HYGROMÉTRIE ET HYDRODYNAMIQUE)

PAR

I. K. Ferguson *

Résumé. — Deux tendances principales ont été mises en évidence dans l'évolution des caractères polliniques au niveau de la sous-famille des *Papilionoideae* (*Leguminosae*). La première est orientée vers un épaississement substantiel de l'endexine, la perte de la *foot-layer* et un amincissement relatif de l'ectexine, en relation avec des grains de pollen tricolporés. La seconde est orientée vers un amincissement de l'endexine, une *foot-layer* distincte et une ectexine bien développée, en relation avec des grains de pollen tricolpés et operculés.

Ces deux tendances évolutives des caractères morphologiques du pollen correspondent à des états de « spécialisation » ou d'évolution avancés des caractères macromorphologiques.

La morphologie et l'ultrastructure d'un représentant de chacun des deux types polliniques sont décrites. Un aspect fonctionnel, celui de la réaction aux modifications hygrométriques et hydrodynamiques du microenvironnement, est discuté.

Summary. — Two main trends in pollen morphological characters can be detected in the subfamily *Papilionoideae* (*Leguminosae*). One tends towards a substantial thickening of the endexine, loss of the foot-layer and a relative thinning of the ektexine and correlated with tricolporate pollen. The other trend tends towards a thinning of the endexine, a distinct foot-layer and well developed ektexine which is correlated with tricolpate pollen with usually operculate apertures. These two trends in pollen morphological characters closely correlate with "specialisation" or evolutionary advancement in macromorphological characters. The morphology and ultrastructure of a representative of each of these two pollen types is described and one aspect of the function, that of the response to changes in microenvironmental humidity and water exchange, is discussed.

INTRODUCTION

Les études relatives aux fonctions des grains de pollen sont encore peu nombreuses par rapport aux études morphologiques et ultrastructurales, surtout depuis l'avènement de la microscopie électronique. Une complète et véritable compréhension des relations phylogénétiques ne peut être obtenue qu'à partir d'une interprétation correcte de la morphologie fonctionnelle.

* Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB UK.

Source : MNHN, Paris

Heslop-Harrison (1976), à la lumière de ses travaux entrepris avec de nombreux collaborateurs, a donné une brillante démonstration des mécanismes d'incompatibilité des grains de pollen. Cependant, peu d'auteurs ont tenté récemment d'aborder l'étude des autres aspects fonctionnels des grains de pollen, comme par exemple, les réactions au microenvironnement, sans doute à cause des réelles difficultés techniques rencontrées pour fournir des preuves aux hypothèses avancées. Wodehouse (1935) a discuté du mouvement des apertures en fonction des variations de l'humidité ambiante et a défini ce mécanisme sous le nom d'harmomégathie. Van Campo (1961), en traitant des problèmes de la mécanique aperturale, Larson & Lewis (1961), Hendrickson (1967), Mullen (1969 et 1973) et Walker (1971) sont aussi parmi ceux qui ont suggéré l'existence de relations entre la morphologie et une éventuelle fonction. Payne (1972) a observé le mouvement des apertures chez un grand nombre de grains de pollen vivants mais n'a tenté aucune corrélation avec l'ultrastructure. Bolick (1978), dans un article sur les grains de pollen des *Compositae*, a discuté des forces et des mouvements en relation avec la structure de l'exine. De nouveau, Heslop-Harrison (1979) a décrit les mécanismes hydrodynamiques au niveau des grains de pollen de plantes vivantes chez les *Gramineae*. Une étude fonctionnelle des apertures operculées de grains de pollen vivants de type *pantoporate* vient d'être effectuée chez *Agrostemma* (*Caryophyllaceae*) par Ferguson (1979).

La présente étude se rapporte à deux types morphologiques très différents de grains de pollen chez deux espèces de *Leguminosae*. Des hypothèses sont émises sur le fonctionnement des systèmes respectifs mis en jeu en réponse aux variations hygrométriques du microenvironnement.

OBSERVATIONS

A la suite d'une étude en microscopies photonique et électroniques à balayage et par transmission de plus de 500 espèces, représentant environ 400 genres de la sous-famille des *Papilionoideae* (*Fabaceae*) *Leguminosae*, pour la Conférence Internationale sur les Légumineuses qui s'est tenue à Kew en 1978 (Ferguson & Skvarla, 1981), des tendances intéressantes ont été reconnues au niveau des caractères polliniques. Les deux principales tendances sont concrétisée soit par un épaississement progressif, soit par un amincissement de l'endexine. L'épaississement de l'endexine est habituellement accompagné de la disparition de la *foot-layer* et d'un amincissement relatif de l'ectexine en relation avec des pollens tricolporés souvent de forme subsphéroïdale à ovale aplatie aux pôles (*oblate*). L'autre tendance se concrétise par un amincissement de l'endexine, une *foot-layer* distincte et une ectexine bien développée en relation avec des pollens tricolpés, des apertures operculées et souvent une forme sphéroïdale à ovale allongée dans le sens de l'axe polaire (*subprolate*).

Confrontées aux résultats des recherches taxinomiques récentes (Polhill, 1976, 1981), ces deux tendances évolutives des caractères morphologiques des pollens sont étroitement corrélées à un état « spécialisé » ou « évolué » des autres caractères. Il semble alors possible d'affirmer que ces deux types polliniques très différents se révèlent tous deux « spécialisés ».

Le schéma simplifié de Polhill (1981) des relations entre les diverses tribus constitutives de la sous-famille des *Papilionoideae* considère les *Aeschynomeneae*, *Desmodieae* et *Phaseoleae* comme parmi les plus évoluées. Les *Desmodieae* et les *Phaseoleae* présentent généralement des grains de pollen tricolporés avec une endexine épaisse. Les *Aeschynomeneae* ont des pollens tricolpés operculés avec une ectexine bien développée et une endexine très mince ou absente (Ferguson & Skvarla, 1981).

Les deux espèces suivantes ont été choisies comme les plus représentatives des deux types polliniques trouvés dans ces deux tribus :

Pseudarthria hookeri Wight et Arn. Tribu des *Desmodieae*. Distribution : Afrique Tropicale. Habitat : Prairies, taillis et friches. Échantillons examiné : Burundi, Lewalle 2931 (K).

Smithia sensitiva Ait. Tribu des *Aeschynomeneae*. Distribution : Zone tropicale du Vieux Monde. Habitat : espèces herbacées très largement répandues dans les friches humides. Échantillon examiné : Swaziland, Compton 27497 (K), cultivé à Kew.

Source : MNHN, Paris

TYPES POLLINIQUES (Pl. 1)

Pseudarthria (Fig. 7-12) : grains de pollen tricolporés, sphéroïdes. P : 19-22 µm, E : 18-21 µm le tectum est finement perforé, complet au niveau des marges colpales. Les *colpi* sont recouverts d'une membrane faiblement granulaire ; l'endoaperture est très nettement allongée latitudinalement (*lalongate*, 4 × 6 µm). L'exine a une épaisseur d'1 µm, l'endexine, de 0,6 µm au niveau du *mesocolpium* ; la *foot-layer* est très fine et discontinue ; les columelles sont denses et courtes (0,2 µm de haut), sensiblement égales par leur épaisseur au tectum.

Smithia sensitiva (Fig. 1-6, 13) : grains de pollen tricolpés, sphéroïdes. P : 23-24 µm, E : 22-23 µm. Le tectum est finement réticulé. Les *colpi* sont recouverts d'un opercule ; pas d'endoaperture visible. L'endexine est très fine au niveau du *mesocolpium*. La *foot-layer* est distincte (0,2 µm d'épaisseur), les columelles font 0,7 µm et le tectum, 0,4 µm.

DISCUSSIONS

Chez le genre *Pseudarthria*, le mouvement harmomégathique est axé principalement au niveau du *colpus* ; une endexine granuleuse bien développée et une endoaperture peuvent accompagner le mouvement, ce qui est conforme aux hypothèses de LARSON & LEWIS (1961) et d'HENDRICKSON (1967).

L'endexine épaisse et la présence de petites columelles dans le genre *Pseudarthria* sont caractéristiques de strates plus rigides et moins adaptées que celles de *Smithia* pour amortir les forces de compression et de tension.

En effet, dans le cas de *Smithia*, il n'y a pas ou peu d'endexine, mais, par contre, de grandes columelles qui pourraient agir en zone de neutralisation bien adaptée pour absorber les forces de compression et de tension (MULLER, 1969, WAINWRIGHT & coll., 1976). L'application de la théorie de LARSON & LEWIS (1961), expliquant que la présence d'un opercule dans le *colpus* contrôle au maximum l'amplitude du mouvement, est bien tentante pour ce cas précis.

En relation avec la structure et le mouvement, de nombreuses espèces des genres *Dioclea* et *Canavalia* (tribu des *Phaseoleae*) ont une exine épaisse avec une endexine bien développée, des columelles courtes et un tectum complet (KAVANAGH & FERGUSON, sous presse). Dans ce cas, le défaut de flexibilité de l'exine interaperturale est compensé par la présence d'un tectum fractionné ou discontinu dans les zones polaires, au moins pour une partie du mouvement harmomégathique (Pl. 1, Fig. 14-16).

Cet exemple semble bien étayer l'hypothèse que la strate à grandes columelles absorbe les forces de compression et de tension en répartissant les effets du mouvement. Les vues de BOLICK (1978) sont aussi confirmées.

Parmi les facteurs responsables des forces et tensions exercées sur l'exine pendant le mouvement des apertures, on peut retenir :

— la dynamique de l'hydratation ;
— la flexibilité de la sporopollénine associée à sa structure ;
— les relatives différences des propriétés physiques de l'ectexine et de l'endexine ;
— les effets de la température sur le système.

D'un point de vue hydrodynamique, les pollens des Angiospermes sont habituellement desséchés au moment de leur dispersion, l'hydratation ne se produisant qu'au contact du stigmate. Le mécanisme régissant l'équilibre en eau entre le stigmate et les grains de pollen, est très complexe. Il vient d'être discuté très récemment par HESLOP-HARRISON (1979) qui a proposé deux voies possibles pour l'hydratation : l'une passe par l'exine et l'autre, par les apertures. Il a également suggéré une analogie intéressante avec le phénomène de la transpiration au niveau des feuilles ; celle-ci pouvant se faire aussi de deux façons : soit par la cuticule, soit par l'ouverture des somates. L'intine de nature pecto-cellusosique,

Source : MNHN, Paris

en contact avec l'extérieur au niveau des apertures ouvertes, offre une voie plus facile pour les échanges d'eau que les sites de la paroi. Cependant, aux stades précoces de l'hydratation, les apertures sont fermées et les échanges se font au travers de la paroi.

Si on se réfère aux deux types polliniques décrits précédemment chez les *Leguminosae*, on peut penser qu'un pollen avec une endexine réduite ou absente comme *Smithia*, pourrait favoriser les échanges à travers l'exine. Ce mécanisme serait modéré par la présence d'un opercule au niveau des *colpi* qui limiterait la surface de l'intine exposée au niveau des apertures. Chez les grains de pollen à endexine épaisse (type *Pseudarthria*), les échanges à travers l'exine sont d'autant mieux contrôlés que le passage au niveau de l'endexine est probablement plus lent qu'au niveau de l'ectexine (Rowley, comm. pers.). Ces échanges ralentis par l'épaisseur de l'endexine, sont compensés par l'absence d'opercule au niveau des *colpi*. Une plus grande surface d'intine finement recouverte est ainsi exposée et les échanges d'eau favorisés.

Ceci constitue une interprétation possible et très simplifiée des échanges d'eau, valable pour ces deux types polliniques différents. Il faut cependant bien tenir compte du fait que ces théories se rapportent à un seul modèle et qu'elles doivent être testées dans d'autres situations. En conséquence, aucun avantage significatif pour l'adaptation ne peut être reconnu chez ces types de pollens spécialisés. De ce fait, ni signification adaptative, ni avantage ne peuvent être reconnus aux types de pollen « spécialisés ». D'autres interprétations de ces mécanismes sont possibles et des systèmes différents existent sans aucun doute au niveau d'autres groupes car le concept de fonction est très complexe chez les grains de pollen. Il est aussi difficile de discuter d'un groupe de facteurs fonctionnels isolés sans considérer les autres, tels les systèmes de reconnaissance et d'incompatibilité, l'ontogenèse et les relations avec le vecteur assurant le transport des grains de pollen. De toute façon, ces théories sont avancées dans l'espoir de susciter des idées et des commentaires sur le problème et, peut-être aussi, de stimuler des travaux futurs dans ce domaine encore peu étudié et, donc, peu connu de la palynologie.

REMERCIEMENTS

Je suis reconnaissant à mon collègue et ami M. Hideux (Palynologie, Paris) pour nos fructueuses discussions. Je le remercie d'avoir traduit le présent article. Ma reconnaissance va aussi au Dr J. R. Rowley (Stockholm) pour ses commentaires et critiques très utiles de mes idées. La plus grande partie du travail original sur les pollens de *Papilionoideae* a été réalisée à Norman (Oklahoma) et je remercie le Professeur J. J. Skvarla pour ces facilités.

BIBLIOGRAPHIE

Bolick, M. R. (1978). — Taxonomic, evolutionary and functional considerations of *Compositae* pollen ultrastructure and sculpture. *Pl. Syst. Evol.*, 130 : 209-218.

Ferguson, I. K. (1979). — Pollen in taxonomy. The Central Association of Bee-Keepers, Ilford, Essex.

Ferguson, I. K. et Skvarla, J. J. (1981). — The pollen morphology of the subfamily *Papilinoideae* (*Leguminosae*). In : Polhill, R. M. and P. H. Raven (eds), Advances in Legume Systematics. HMSO : London, 2 : 859-896.

Hendrickson, J. (1967). — Pollen morphology of the *Fouquieraceae*. *Aliso*, 6 : 137-160.

Heslop-Harrison, J. (1976). — The adaptative significance of the exine. In : Ferguson, I. K. and J. Muller (eds), The evolutionary significance of the Exine. *Linn. Soc. Symposium Series*, 1 : 27-37.

Heslop-Harrison, J. (1979). — An interpretation of the hydrodynamics of pollen. *Amer. J. Bot.*, 66 : 737-743.

Kavanagh, T. A. et Ferguson, I. K. (1981). — Pollen morphology and taxonomy of the subtribe *Diorleinae* (*Leguminosae* : *Papilionoideae* : *Phaseoleae*). *Rev. Palaeobot. Palynol.* (sous presse).

Source : MNHN, Paris

LARSON, D. A. et LEWIS, C. W. (1961). — Fine structure of *Parkinsonia aculeata* pollen. I. The pollen wall. *Amer. J. Bot.*, 48 : 934-943.

MULLER, J. (1969). — A palynological study of the genus *Sonneratia* (*Sonneratiaceae*). *Pollen et Spores*, 11 : 223-298.

MULLER, J. (1973). — Pollen morphology of *Barringtonia calyptrocalyx* K. Sch. (*Lecythidaceae*). *Grana*, 13 : 29-44.

PAYNE, W. W. (1972). — Observations of harmomegathy in pollen of *Anthophyta*. *Grana*, 12 : 93-98.

POLHILL, R. M. (1976). — List of genera and tribes of *Papilionoideae* (*Faboideae*). Mimeographed.

POLHILL, R. M. (1981). — The subfamily *Papilionoideae*. In : POLHILL, R. M. and P. H. RAVEN (eds), Advances in Legume Systematics. HMSO : London, 1 : 191-205.

VAN CAMPO, M. (1961). — Mécanique aperturale. *Grana Palynologica*, 2, 93-97.

WAINRIGHT, S. A., BIGGS, W. D., CURREY, J. D. et GOSLINE, J. M. (1976). — Mechanical Design in Organisms. Edward Arnold, London.

WALKER, J. W. (1971). — Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the *Annonaceae*. *Contr. Gray Herb.*, 202 : 1-131.

WODEHOUSE, R. P. (1935). — Pollen Grains. Their structure, identification and significance in science and medecine. Mc GRAW-HILL, New York.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Smithia sensitiva Ait.

1. Vue méridienne montrant l'aperture fermée operculée, M.E.B., × 2 000 ; **2.** Vue polaire avec les apertures très ouvertes et les opercules encore visibles sur les extrusions de l'intine, M.E.B., × 2 000 ; **3.** Coupe ultrafine transversale par rapport aux apertures avec l'endexine quasi-absente et un opercule fléché, M.E.T. × 2 000 ; **4.** Coupe ultrafine de l'exine montrant l'endexine particulièrement mince par rapport à l'ectexine, M.E.T., × 5 000 ; **5.** Vue méridienne montrant le sillon et l'opercule, M. Ph., × 1 500 ; **6.** Coupe optique méridienne montrant l'absence d'endoaperture bien définie, M. Ph., × 1 500 ; **13.** Détail d'une aperture fermée montrant la marge colpale butant contre l'opercule, M.E.B., × 5 200.

Pseudarthria hookeri Wight et Arn.

7. Vue méridienne montrant une aperture partiellement fermée et la membrane colpale granuleuse, M.E.B., × 2 000. ; **8.** Coupe optique méridienne avec l'endoaperture *lalongate* vue de face, M. Ph., × 1 500 ; **9.** Idem, endoapertures vues de profil, M. Ph., × 1 500 ; **10.** Coupe ultrafine de l'exine avec l'endexine épaisse, la *foot-layer* très mince et les columelles courtes, M.E.T., × 5 000 ; **11.** Coupe transversale (ultrafine) par rapport aux apertures avec l'endexine épaissie sous les *colpi*, M.E.T., × 2 000 ; **12.** Aperture ouverte montrant une membrane colpale granulaire, M.E.B., × 6 200.

Canavalia brasiliensis Mart. ex Benth.

14. Exine en section ultrafine dans la zone proche des pôles montrant l'endexine très épaisse et l'ectexine fractionnée, M.E.T. × 3 800 ; **15.** Vue polaire avec l'ectexine fractionnée dans la zone polaire et le tectum finement perforé dans les autres zones, M.E.B. × 700 ; **16.** Zone polaire avec l'ectexine fractionnée, M.E.B. × 7 500.

Les grains de pollen ont été acétolysés dans tous les cas sauf sur la figure 2 qui montre un grain de pollen vivant.

Source : MNHN, Paris

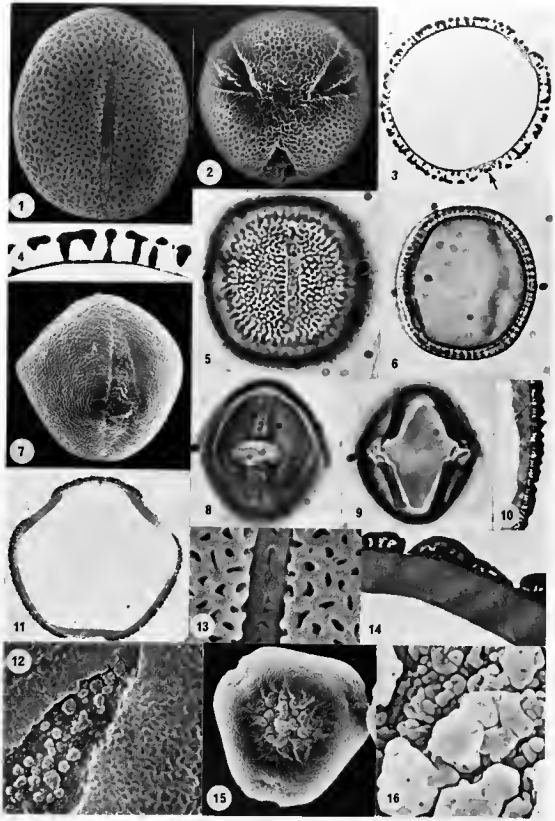


PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

UNE RELATION ENTRE LA TAILLE DU POLLEN ET LE CLIMAT ?

PAR

H. USINGER *

Résumé. — ENEROTH (1951) a déjà observé une légère augmentation de la taille du pollen des espèces européennes de bouleaux en fonction de la latitude sud-nord et de l'altitude croissante, l'attribuant à des changements climatiques. Le même phénomène s'observe dans des proportions plus nettes sur le pollen d'échantillons de surface recueillis dans des peuplements purs d'une même espèce de bouleaux. Quelques mesures effectuées sur le pollen de *Corylus* conduisent à des conclusions semblables.

Summary. — A slight increase of pollen size of the European birch species from the South to the North, respectively with increasing altitude was found by ENEROTH (1951) and referred to changing climatic conditions. Now the same phenomenon in a larger scale was observed when pollen in surface samples were measured from birch stands consisting of a single species. According to a few data, the same seems to apply to Corylus.

La taille absolue du pollen est un caractère palynomorphologique essentiel pour les diagnoses au niveau du genre ou de l'espèce. Ainsi la démonstration des relations entre la taille du pollen et le climat peut être remarquable.

ENEROTH (1951) a publié dans son travail « Undersökning rörande möjligheterna at i fossilt material urskilja de olika *Betula*-arternas pollen » (ce qui signifie : « Recherche sur les possibilités de distinguer le pollen de différentes espèces de *Betula* dans du matériel fossile ») les résultats de nombreuses mesures de la taille du pollen des espèces européennes de bouleaux. Ces résultats montrent entre autre que la taille du pollen d'une espèce donnée augmente en moyenne du Sud au Nord ou avec l'altitude. L'augmentation trouvée et attribuée à des causes climatiques par ENEROTH est cependant peu considérable. Elle atteint p. ex. pour *Betula nana*, si l'on tient compte de provenances médio-européennes-montagnardes et arctiques (Spitzberg exclu), env. 2 %. La taille du pollen de *B. pendula* de la Scandinavie méridionale et centrale varie d'environ 1,5 %.

Quand j'ai exploité du matériel d'une plus ample répartition géographique, j'ai trouvé des différences distinctement plus grandes. Des méthodes nouvelles pour la séparation pollen, analytique des bouleaux européens — *B. humilis* exclus — (USINGER, 1975, 1978 a, b) m'ont engagé à déterminer de nouveau la taille moyenne de leur pollen. Le contenu en pollen d'échantillons de surface des peuplements de *Betula* autant que possible composés d'une seule espèce m'a servi de base. La préparation des échantillons se faisait selon la formule du tableau 1. Les mesures ont été faites dans de la glycérine immédiatement après la préparation. Il a été mesuré 200 à 800 grains du pollen par échantillon.

Les échantillons de surface offrent surtout l'avantage vis-à-vis du matériel d'herbier, employé par ENEROTH et autres auteurs, de contenir le pollen de beaucoup d'individus et de plusieurs années. Ils donnent donc des résultats plus significatifs pour l'analyse pollinique. Un désavantage consiste surtout en ce que la précipitation du pollen, même dans les Betulaies purement constituées d'une seule espèce, contient toujours aussi une quote-part d'autres espèces.

* Botanisches Institut der Universität, D. 2300 Kiel, R.F.A.

Source : MNHN, Paris

TABL. 1. — Préparation des échantillons de surface

	Réactif	Concentration	Durée d'ébullition en minutes
1.	KOH	10 %	5
2.	HF	38 %	20
3.	HCl	10 %	5
4.	HNO_3	10 %	5
5.	H_2O		
6.	CH_3COOH	96 %	
7.	$(CH_3CO)_2O/H_2SO_4$	9/1	4
8/10.	H_2O		
11/12.	$C_3H_5(OH)_3$	87 %	

Cela regarde naturellement surtout la précipitation du pollen dans les peuplements de *B. nana* peu productifs en pollen. Elle comprend, même loin au-delà de la limite de la forêt, des parties importantes du pollen (plus grand) de bouleaux arborescents. Des échantillons de surface des peuplements de *B. nana* nous fournissent par conséquent des courbes de distribution de taille à peu près toujours distinctement positivement obliques (Fig. 1). On reçoit des distributions symétriques seulement de régions libres de bouleaux arborescents dans de vastes étendues comme par exemple de Spitzberg.

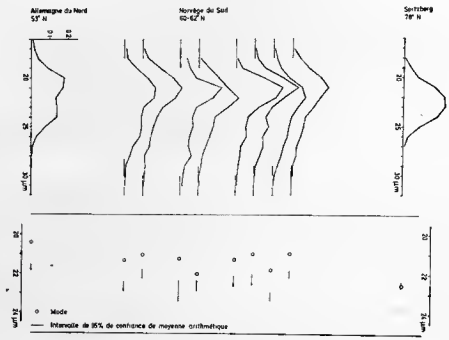


FIG. 1. — *Betula nana*. Relation entre la taille du pollen et la latitude géographique d'après des mesures dans des échantillons de surface. En haut : Distribution de la taille du pollen ; en bas : Mode et intervalle de 95 % de confiance de moyenne arithmétique.

Source : MNHN, Paris

Dans le cas en question des distributions obliques, la moyenne arithmétique est impropre à donner la valeur estimative pour la valeur moyenne de la taille du pollen. Une valeur raisonnable constitue cependant le mode, comme il peut être trouvé par l'approximation de parabole des 3 valeurs les plus élevées des distributions. Les modes pour le matériel de *B. nana* de l'Allemagne du Nord, de Norvège et de Spitzberg prouvent pour cette espèce une augmentation de la taille moyenne de pollen d'environ 20,5 µm à environ 22,5 µm, correspondant à environ 10 %.

La Fig. 2 nous montre les résultats des mesures pour les échantillons de surface des peuplements de *B. pendula*. Des formations allant de l'Europe centrale du Sud jusque dans la Scandinavie méridionale y ont été comprises. Encore une fois la plupart des distributions est positivement oblique, ce qui est causé par le contingent du pollen (plus grand) de *B. pubescens* s.l. Les modes prouvent une augmentation moyenne de la taille moyenne du pollen d'environ 21,2 µm à environ 22,3 µm, ce qui correspond à environ 5 % — pour la région considérée.

La Fig. 2 comprend seulement des échantillons de basses altitudes (jusqu'à environ 400 m au-dessus de la mer). Des mesures de 3 échantillons de la Forêt Noire méridionale d'altitudes entre 650 et 750 m ont donné à peu près la même taille du pollen (avec des modes autour de 22 µm) que *B. pendula* de Scandinavie méridionale de basses altitudes. Dans la mesure où une régularité semble s'exprimer dans ces quelques valeurs, elle appuie la supposition d'influences climatiques sur la taille du pollen.

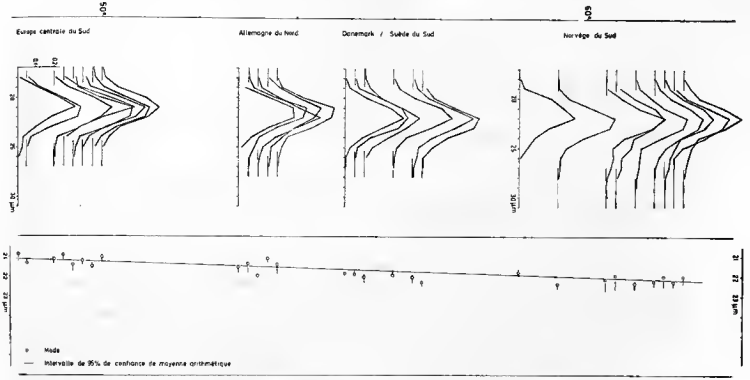


FIG. 2. — *Betula pendula*. Relation entre la taille du pollen et la latitude géographique d'après des mesures dans des échantillons de surface *de basses altitudes*. (Comme dans la fig. 1).

La Fig. 3 nous montre enfin les résultats de mesures d'échantillons de surface des peuplements de *B. pubescens* s.l. Les distributions sont pour la plupart un peu négativement obliques : comme suite de contingents respectivement de *B. pendula* et *B. nana* Les modes montrent pour les régions allant de l'Allemagne méridionale à la Suède méridionale avec des valeurs moyennes autour de 23,8 µm tout au plus une augmentation de taille très faible. Il peut y avoir des rapports avec le fait que les échantillons de l'Allemagne méridionale et centrale proviennent pour la plupart de betulaies marécageuses monta-

Source : MNHN, Paris

gnardes, tandis que ceux de l'Allemagne septentrionale à la Suède méridionale représentent des peuplements de *B. pubescens* s.l. de la plaine. Les betulaies du fjäll norvégien (la montagne) où *B. pubescens* est représenté en premier lieu par la sous-espèce *tortuosa*, montrent cependant des tailles de pollen moyennes distinctement plus grandes. La moyenne d'environ 26 µm correspondrait à une augmentation d'environ 10 %.

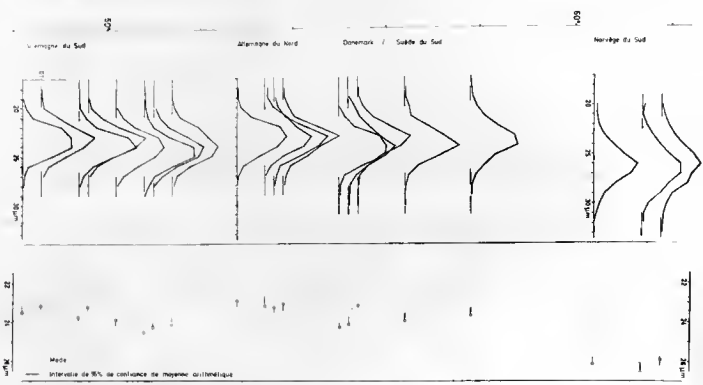


FIG. 3. — *Betula pubescens*. s.l. Relation entre la taille du pollen et la latitude géographique d'après des mesures dans des échantillons de surface. (Comme dans la fig. 1).

Au contraire de *B. nana* et *B. pendula*, qui ne peuvent guère être différenciés morphologiquement dans leur aire européenne complète, B. pubescens est divisé en plusieurs taxons morphologiquement, ± bien différenciés, parmi eux la sous-espèce subarctique (-subalpine) *tortuosa*. Tandis que l'augmentation observée de la taille du pollen s'accomplit chez *B. nana* et *B. pendula* dans des taxons apparemment uniformes, elle paraît coïncider chez *B. pubescens* s.l. avec la transition à une autre sous-espèce (i.e. *tortuosa*). Voici donc des différences mais qui, en vue du problème posé, ne seraient que graduelles.

Quand les échantillons de surface examinés contenaient des quantités plus grandes de pollen de *Corylus*, celui-ci a été mesuré aussi. Les rares valeurs ainsi obtenues, malgré une déviation considérable, rendent vraisemblables — aussi pour *Corylus* — une augmentation de la taille du pollen du Sud vers le Nord et cela dans une mesure semblable.

L'augmentation observée de la taille du pollen d'environ 5 à 10 % semble peu considérable. La signification pour les diagnoses du pollen par statistique de taille devient cependant évidente, si l'on se rend compte des différences aussi très minimes entre les tailles moyennes du pollen de diverses espèces. Les tailles moyennes du pollen p. ex. de *B. nana* et *B. pubescens* (excl. ssp. *tortuosa*) diffèrent d'après les mesures ici présentées d'environ 14 %, ceux de *B. nana* et *B. pendula* d'environ 5 %.

Le problème de connaître les causes du phénomène observé n'est pas résolu. La polyploïdie qui d'une part augmente vers les régions climatiquement défavorables, d'autre part mène à la formation du pollen plus grand, ne semble jouer aucun rôle dans le cas de *Betula* et *Corylus*. Il faut remarquer

Source : MNHN, Paris

les indications qui parlent d'une augmentation intraspécifique de l'ADN nucléaire avec la latitude croissante : Miksche (1971) trouve une telle augmentation chez *Picea sitchensis* ; Mergen et Thielges (1967) trouvent des volumes de noyaux augmentant vers le Nord chez *Picea glauca* et *Pinus banksiana*. Si ces résultats sont exacts et si l'on peut les généraliser, ils pourraient expliquer l'augmentation observée de la taille du pollen, puisque le contenu en ADN et la taille du pollen sont en corrélation (Bennett 1973). Mais bien entendu, aux résultats indiqués s'en opposent d'autres, d'après lesquels le contenu en ADN n'est pas significativement différent même de provenances très éloignées l'une de l'autre (p. ex. Teoh et Rees 1976).

Les résultats complets des mesures dans les échantillons de surface — ici traités sous le seul aspect de « pollen et climat » — seront publiés ailleurs.

REMERCIEMENTS

Je remercie mes collègues le prof. Dr. Dr. h. c. H. Straka et M^me^ le Docteur S. Dupont de leur aide pour la traduction et le Docteur F. Ahlers pour l'indication de la bibliographie caryologique.

BIBLIOGRAPHIE

Bennett, M. D. (1973). — Nuclear characters in plants. Brookhaven Symposium. *Biol.* 25 : 344-366.

Eneroth, O. (1951). — Undersökning rörande möjligheterna att i fossilt material urskilja de olika Betula-arternas pollen. *Geol. För. Förh.* 73 : 343-405.

Mergen, F. & Thielges, B. A. (1967). — Intraspecific variation in nuclear volume in four conifers. *Evolution* 21 : 720-724.

Miksche, J. P. (1971). — Intraspecific variation of DNA per cell between Picea sitchensis (Bong.) Carr. provenances. *Chromosoma* 32 : 343-352.

Teoh, S. B. & Rees, H. (1976). — Nuclear DNA amounts in populations of Picea and Pinus species. *Heredity* 36 (1) : 123-137.

Usinger, H. (1975). — Pollenanalytische und stratigraphische Untersuchungen an zwei Spätglazial-Vorkommen in Schleswig-Holstein (mit besonderer Berücksichtigung der pollenanalytischen Birken-Differenzierung). *Arb.-gem. Geobot. Schl.-Holst. Hambg.* 25. 183 pp.

Usinger, H. (1978a). — Bölling-Interstadial und Laacher Bimstuff in einem neuen Spätglazial-Profil aus dem Vallensgård Mose/Bornholm. Mit pollengrössenstatistischer Trennung der Birken. *Danm. geol. Unders. Årbog* 1977 : 5-29.

Usinger, H. (1978 b). — Pollen — und grossrestanalytische Untersuchungen zur Frage des Bölling-Interstadials und der spätglazialen Baumbirken-Einwanderung in Schleswig-Holstein. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* 48 : 41-61.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DISPERSION AÉROPLANCTONIQUE ET CLIMATS

VARIATIONS LATITUDINALES DES SPECTRES POLLINIQUES DE L'ATMOSPHÈRE EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

PAR

G. CAMBON *

Résumé. — Ce travail porte sur deux années complètes (1977 et 1978) d'analyses hebdomadaires du contenu pollinique de l'atmosphère régionale de trois villes méditerranéennes : Montpellier, Valencia et Oran. On considère les spectres annuels obtenus pour ces trois stations et on dresse l'inventaire des taxons que l'on répartit en deux catégories : taxons « allochtones » et taxons « autochtones ».

Les variations directement liées aux facteurs climatiques latitudinaux, dans le cas présent, concernent les pollens « autochtones » ; elles se manifestent dans :

— le décalage chronologique progressif des périodes de pollinisation (net surtout au printemps),

— la composition du spectre,

— les variations continues du pourcentage de certains taxons, ce que l'on peut mettre en évidence par des rapports effectués entre eux (par exemple le rapport *Pistacia/Phillyrea*).

Summary. — The present study is the result of two years (1977 and 1978) of weekly analyses of the regional atmospheric pollen content of three Mediterranean cities : Montpellier, Valencia and Oran. From the annual spectra of these three stations an inventory of the taxa has been drawn up, in which two categories are distinguished :

.. the « allochthonous » pollen taxa,

.. the : « autochthonous » pollen taxa.

The variations directly linked with latitudinal climatic factors, concern, in this case, the « autochthonous » pollen, and are manifested, inter alia, in :

— a progressive chronological lag of blossoming time (particularly obvious in the spring) in the northward direction,

— the composition of the spectrum,

— the continuous variations in the percentage of some taxa, which may be evidenced in their respective ratio (for example the ratio *Pistacia/Phillyrea*).

Cette étude est basée sur les données fournies par les analyses hebdomadaires du contenu pollinique de l'atmosphère de trois stations (Fig. 1) :

— Montpellier 43°24 N (France)
— Valencia 39°30 N (Espagne)
— Oran 35°36 N (Algérie)

* Laboratoire de Palynologie, E.P.H.E.-C.N.R.S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cédex.

Source : MNHN, Paris

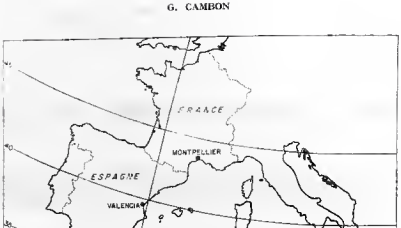


Fig.1.- Situation géographique des trois stations

L'expérience a duré deux années, 1977 et 1978, sans interruption. Le choix des trois points de récolte du pollen, au bord de la mer (altitude négligeable), dans une station météorologique, permet de faire des comparaisons significatives. Les échantillons obtenus sont systématiquement accompagnés d'un bulletin météorologique (données quotidiennes) correspondant à la période d'exposition des filtres (Cour, 1974).

A partir des analyses polliniques hebdomadaires, il est possible, par traitement informatique, d'obtenir les spectres annuels pour chacune des villes. C'est principalement de ces documents que nous nous aiderons pour mettre en évidence les phénomènes assez généraux que sont les variations latitudinales.

Parmi les taxons identifiés lors des analyses, nous distinguerons deux groupes :

— les taxons dits « autochtones »[1], pollens habituellement présents dans l'atmosphère de la station considérée et dont les plantes productrices sont soit dans l'environnement immédiat, soit dans une région peu éloignée,

— les taxons dits « allochtones », pollens dont la présence dans l'atmosphère de la ville est liée à un transport sur une longue distance dû à des circulations atmosphériques inter-régionales, voire intercontinentales.

La ville de Valencia, en général à l'écart de tels flux atmosphériques, ne bénéficie que de très peu d'apports lointains ; c'est pourquoi nous ferons porter nos comparaisons seulement sur les pollens « autochtones ».

Nous nous intéresserons à ceux que l'on trouve dans les trois stations à la fois.

En plus de la liste de ces taxons, le tableau I fait apparaître une classification latitudinale et une autre par rang d'importance quantitative.

Dans la colonne verticale de gauche (taxons dont le pourcentage annuel excède 1 % du spectre dans au moins une des villes), on note qu'*Olea* prend une proportion de plus en plus grande lorsqu'on va du Nord vers le Sud (pourcentages moyens obtenus à partir des valeurs de 1977 et de 1978 : à Montpellier 0,77 %, à Valencia 2,92 %, à Oran 6,74 %) et n'apparaît donc dans ce tableau qu'à la latitude de Valencia.

1. Le sens attribué ici à ce terme « autochtone » est plus étendu que ce que l'éthymologie n'autorise mais étant donné qu'on raisonne à propos de pollens essentiellement anémogames, par définition transportés par le vent, il est impossible de l'employer *sensu stricto*.

Source : MNHN, Paris

TABL. I. — Taxons communs aux spectres polliniques des trois stations.
(Années 1977 et 1978)

	% annuel > 1 %	1 % > % annuel > 0,1 %	0,1 % > % annuel > 0,01 %
MONTPELLIER VALENCIA & ORAN	Chenopod.—Amaranthaceae Cupressaceae Gramineae *Pinus* *Quercus* Urticaceae	*Artemisia* *Erica* Papaveraceae Papilionaceae *Pistacia* Umbelliferae	Labiatae Mimosaceae *Polygonum* Scrofulariaceae
MONTPELLIER	*Castanea* *Fraxinus*	*Alnus* *Buxus* *Calluna* *Carpinus* *Corylus* *Fagus* *Galium* *Phillyrea* Rosaceae	*Betula* *Centaurea* *Coriaria* *Juglans* *Sambucus* *Viburnum*
MONTPELLIER & VALENCIA	*Plutanus*	Cyperaceae *Mercurialis* *Salix* *Taxus* *Ulmus*	*Cedrus* *Tilia*
VALENCIA	*Acer* Moraceae *Populus*	*Celtis* *Ligustrum* Palmae Ranunculaceae *Typhu*	*Euphorbia* *Helianthemum*
VALENCIA & ORAN	*Olea*	*Eucalyptus*	
ORAN	Comp. tubuliflores Cruciferae	Boraginaceae *Casuarina* *Rhus* Thymelaeaceae	*Ephedra*
MONTPELLIER & ORAN	*Plantago* *Rumex*	Comp. liguliflores *Tamarix*	

Source : MNHN, Paris

Dans la colonne suivante, celle du milieu (taxons dont le pourcentage annuel est compris entre 1 % et 0,1 %), *Fagus*, *Alnus* et *Corylus* n'atteignent les proportions indiquées précédemment qu'à Montpellier, ce qui est en accord avec le fait que cette ville est la plus septentrionale de la région étudiée.

A l'opposé, toujours dans cette colonne, le pollen d'*Eucalyptus* n'apparaît, en allant vers le Sud, qu'à partir de Valencia et *Casuarina* ne s'inscrit, dans les mêmes limites quantitatives, qu'à partir d'Oran ; ces deux arbres ne peuvent être cultivés que dans des zones à gelées très rares et très faibles. Un autre taxon souligne encore le caractère méridional de Valencia et d'Oran : celui des Thymelaeaceae. *Thymelaea* est un genre comportant beaucoup d'espèces méditerranéennes, certaines d'entre elles sont parfois cantonnées dans la péninsule ibérique et en Afrique du Nord.

La présence d'*Ephedra*, dernière colonne (taxons dont le pourcentage annuel est compris entre 0,1 % et 0,01 %), dans l'atmosphère d'Oran vient confirmer les indications précédentes.

Toujours à la droite de ce tableau, à la latitude de Montpellier par contre, les pollens de *Sambucus*, *Betula* et *Tilia* évoquent une certaine fraîcheur.

On peut faire une représentation graphique de l'évolution quantitative annuelle du pollen d'un groupe taxonomique donné, et pour comparer plus aisément, tracer, ensemble, les trois courbes (correspondant aux trois villes) dans le même système d'axes, ce pour une année donnée.

Le ou les pics de la courbe considérée correspondent à la période de pollinisation principale du taxon dans la région d'une station. Si on compare les dates auxquelles se situent les pics pour les trois villes, taxon après taxon, on constate très souvent un décalage chronologique progressif Sud-Nord, la région la plus méridionale étant la plus précoce. Ces écarts dans le temps sont importants, surtout pour les périodes de floraisons situées au printemps ou au début de l'été. Citons quelques exemples : *Platanus* (Fig. 2), dont la pollinisation se situe au printemps, c'est-à-dire la deuxième semaine de mars à Oran, la troisième semaine du même mois à Valencia et la deuxième semaine d'avril à Montpellier, pour l'année 1977.

En 1977 toujours, *Olea* (Fig. 3) présente un décalage net entre les trois villes quoique sa floraison ait lieu à la fin du printemps : à Oran durant la première semaine de mai, à Valencia pendant la troisième semaine de mai également et à Montpellier pendant la deuxième semaine de juin.

Il peut arriver qu'une courbe annuelle ne présente pas un seul pic mais plusieurs. Deux causes peuvent être attribuées à ce phénomène :

— soit la courbe présente habituellement un seul pic et justement pour l'année considérée un événement météorologique perturbateur (forte pluie, baisse de température...) est survenu pendant la période de floraison, stoppant momentanément la pollinisation qui reprend ensuite ;

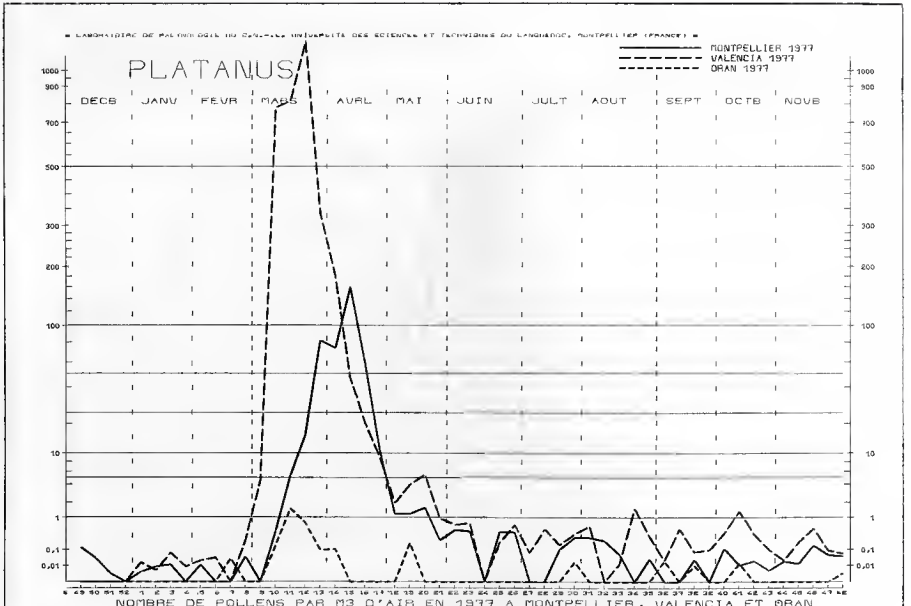
— soit la courbe présente chaque année le même genre de configuration parce qu'elle concerne un taxon dont le niveau de détermination pollinique est général ; il y a donc différents sous-groupes qui ne pollinisent pas ensemble. C'est le cas de *Quercus* (Fig. 4). Pour la région méditerranéenne, il y a deux périodes principales de pollinisation :

.. celle de *Quercus* type *pubescens*
en 1978, à Oran, elle a eu lieu la dernière semaine d'avril,
la même année à Valencia la première semaine de mai,
à Montpellier, beaucoup plus tard, la dernière semaine de mai.

.. celle de *Quercus* type *ilex-coccifera*
en 1978, à Oran, elle se situe à la troisième semaine de mai,
à Valencia à la dernière semaine de mai,
à Montpellier à la troisième semaine de juin seulement.

Toujours à l'aide de pollens dits « autochtones » et communs aux trois stations, on peut effectuer, entre les villes, des comparaisons portant sur les rapports entre taxons (Cour et Duzer, 1978). Cette manière de procéder permet en effet de supprimer l'influence perturbatrice de taxons dont la dominance est localement excessive ; par exemple ici, nous pourrons éliminer l'importance trop grande, dans le spectre annuel, des Cupressaceae à Montpellier, de *Platanus* à Valencia et des Chenopodiaceae-Amaranthaceae à Oran.

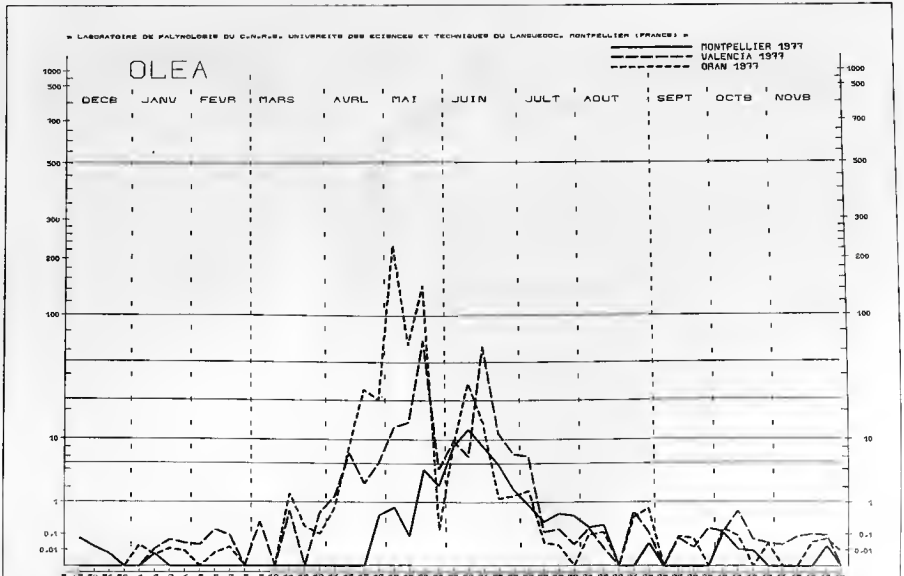
Source : MNHN, Paris



NOMBRE DE POLLENS PAR M3 D'AIR EN 1977 A MONTPELLIER, VALENCIA ET ORAN

- Fig. 2 -

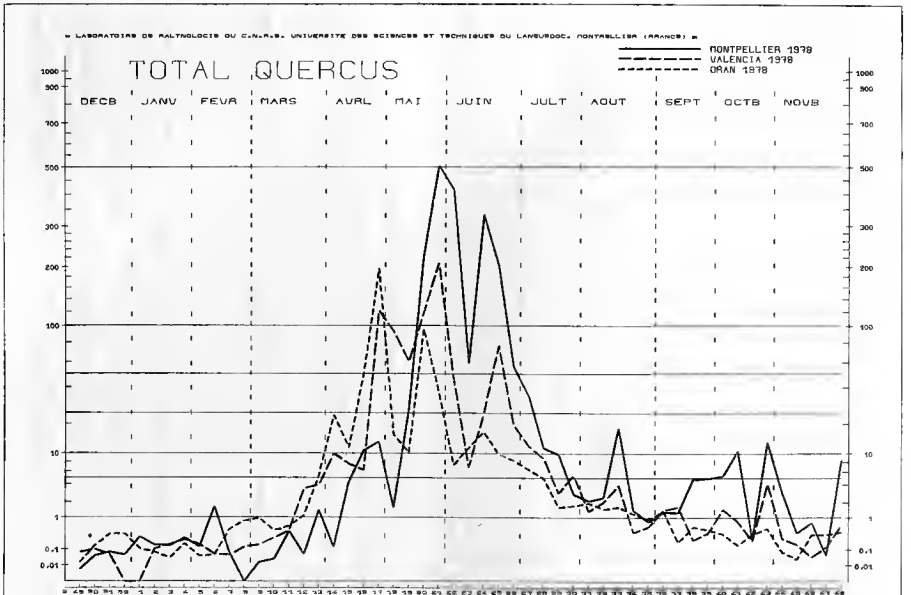
Source MNHN, Paris



NOMBRE DE POLLENS PAR M3 D'AIR EN 1977 A MONTPELLIER, VALENCIA ET ORAN

- Fig. 3 -

Source MNHN, Paris



- Fig. 4 -

Source MNHN, Paris

Restent à choisir les éléments que l'on utilisera dans ces rapports ; nous prendrons en premier lieu des paires de genres régionaux et nous suivrons l'évolution du Nord vers le Sud grâce au tableau II. Les valeurs portées représentent la moyenne des deux nombres obtenus pour les années 1977 et 1978. On constate que *Pistacia* prend une importance régulièrement croissante par rapport à *Phillyrea*. Pour le quotient de *Pistacia/Buxus*, on suit une évolution parallèle mais la dominance de *Pistacia* sur *Buxus* est beaucoup plus accentuée. Pour vérification, nous ferons le rapport *Phillyrea/Buxus* et nous constaterons que son résultat est toujours supérieur à 1 et que sa valeur s'accroît progressivement.

Tabl. II. — Rapports entre genres régionaux

	Montpellier	Valencia	Oran
Pistacia/Phillyrea	0,54	2,94	20,49
Pistacia/Buxus	1,64	10,99	163,17
Phillyrea/Buxus	2,95	3,74	8,04

Ceci est tout à fait en accord avec ce que nous savons de la répartition géographique de ces trois genres et de leur importance relative dans les trois régions considérées.

Par ailleurs, nous avons essayé d'établir des rapports entre familles ubiquistes. Mais dans ce cas, se limiter à la région méditerranéenne était évidemment insuffisant ; grâce à l'amabilité de plusieurs chercheurs qui ont bien voulu nous fournir des valeurs complémentaires, nous avons pu établir le tableau III.

Tabl. III. — Rapports entre familles ubiquistes

	Stockholm 59° N	Lille 50°36 N	Rouen 49°24 N	Angers 47°30 N	Montpellier 43°24 N	Valencia 39°30 N	Oran 35°36 N	HP 34° N	Béni-Ounif 32° N	Béni-Abbès 30° N
Gramineae/Polygonaceae	8,48	46,98	34,80	19,19	13,59	7,10	5,31	95,07	47,88	20,35
Gramineae/Cruciferae	21,4	87,61	141,64	190,76	21,94	8,92	5,30	29,76	2,80	2,85
Polygonaceae/Cruciferae	2,24	2,35	4,11	9,90	1,59	1,25	1,07	0,31	0,06	0,14

Ceci nous permet de confronter des données aéropalynologiques de Stockholm (59° N, Suède), de Lille (50°36 N), de Rouen (49°24 N), d'Angers (47°30 N), Montpellier, Valencia, Oran (moyennes obtenues à partir des valeurs de 1977 et de 1978) à des résultats d'analyses de fluxages (cf. Cour et Duzer, 1976) dans la zone des Hauts Plateaux algériens (34° N), de Béni-Ounif (32° N, Algérie) et de Béni-Abbès (30° N, Algérie).

Trois rapports seulement seront présentés à titre d'exemples. Le quotient de Gramineae/Polygonaceae montre, dans le domaine européen, exception faite pour Stockholm, une diminution progressive lorsqu'on se dirige du Nord vers le Sud. Cette régression se poursuit même de l'autre côté de la Méditerranée, à Oran. A la latitude des Hauts Plateaux, les valeurs augmentent brutalement pour redécroître

Source : MNHN, Paris

ensuite jusqu'à Béni-Abbès ; nous pouvons sans peine attribuer cette hausse brusque aux Gramineae très abondantes dans cette région steppique. Le rapport suivant fait intervenir seulement un élément nouveau : les Cruciferae qui prennent la place du dénominateur. Là comme dans le cas précédent, on constate, en gros, une décroissance Nord-Sud des nombres ; Stockholm étant toujours un peu en retrait, il faut cependant signaler deux accidents notables : celui des Hauts Plateaux qui s'explique comme dans le premier cas et celui de Rouen et Angers qui mérite plus ample réflexion.

Nous ferons un troisième rapport, Polygonaceae/Cruciferae, pour lequel on note que, cette fois, les Hauts Plateaux s'incluent dans la ligne de régression générale : les Gramineae étaient donc seules en cause dans la brusque remontée des deux précédentes séries de valeurs étudiées.

A Rouen et Angers, ce même quotient est en légère hausse : on observe, en liaison avec les deux précédents rapports, que la quantité des Gramineae, dans ces deux villes, augmente légèrement de même que celle des Polygonaceae alors que l'importance des Cruciferae régresse.

Les spectres polliniques, obtenus en aéropalynologie ne font état, en principe, que de pollens anémogames, dont nous essayons de délimiter les aires de dispersion en latitude ; joints à des données météorologiques précises, ces spectres nous fournissent une quantité d'informations parmi lesquelles on peut faire un choix prudent et mettre ainsi en évidence un bon reflet des variations latitudinales de climat et de végétation. Il est même possible de relier ces résultats à ceux que donnent les analyses polliniques de poussières soulevées du sol.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. le Professeur Nilsson qui a eu l'obligeance de me communiquer les données concernant Stockholm, M. Olivier qui m'a aimablement fourni les chiffres cités à propos de Lille, Rouen et Angers.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à M. Cour pour les conseils et l'aide qu'il m'a constamment apportés pendant la réalisation de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

Coste, H. (1937). — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, 3 tomes, Paris, Librairie des Sciences et des Arts éd.

Cour, P. (1974). — Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques : étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores*, 16, nº 1 : 103-141.

Cour, P., Duzer, D. (1976). — Persistance d'un climat hyperaride au Sahara central et méridional au cours de l'Holocène. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.*, Paris, 18, nº 2-3 : 175-198.

Cour, P., Duzer, D. (1978). — La signification climatique, édaphique et sédimentologique des rapports entre taxons en analyse pollinique. *Ann. des Mines de Belgique*, nº 7-8 : 155-164.

Mazurie, R. (1978). — Applications aéropalynologiques en Météorologie. Mémoire de fin d'études, 110 p., École Nationale de la Météorologie, Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. de Montpellier. USTL.

Quézel, P., Santa, S. (1962). — Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales, 2 vol., 1170 p., C.N.R.S. éd.

Rol, R., Jacamon, M. (1968). — Flore des arbres, arbustes et arbrisseaux, vol. 3, Région méditerranéenne 93 p., Paris, La Maison Rustique éd.

Van Campo, M. (1975). — Pollen analyses in the Sahara in « Problems in Prehistory : North Africa and the Levant », F. Wendorf and A. E. Marks, ed. SMU Press, Dallas : 45-64.

Source : MNHN, Paris

ACTION ACTUELLE DES COURANTS ATMOSPHÉRIQUES SUR LA DISSÉMINATION DES POLLENS AU SAHARA ET DANS LES RÉGIONS CLIMATIQUES AVOISINANTES LE LONG D'UN TRANSECT ORAN-ABIDJAN

PAR

P. COUR* et D. DUZER*

Résumé. — La dispersion des pollens par les courants atmospbériques est étudiée le long d'un transect ORAN (35°40 N) ABIDJAN (5°25 N) au voisinage du méridien 0° (entre 0° et 8° W).

Les retombées polliniques sédimentées au sol sont échantillonnées tous les degrés en latitude par fluxage de la poussière de surface.

La confrontation des caractéristiques latitudinales des aires de dispersions polliniques obtenues avec celles des aires de répartitions géographiques des plantes émettrices nous amène à regrouper l'ensemble des pollens recueillis au Sahara en 3 composants polliniques principaux :

1) un composant autocbtone non significatif regroupant les taxons ubiquistes (exemple : Graminées), holarctiques (exemple : *Plantago*) ou pantropicaux (exemple : *Cassia*) ;

2) un composant autocbtone significatif (aire de répartition limitée à une région, exemple : *Calligonum* au Sahara). Ces taxons peuvent être considérés comme de bons marqueurs biogéographiques ;

3) un composant allocbtone (par exemple au Sabara *Quercus* et Combretacées). Les caractéristiques régionales de ce composant déterminées par la proportion des apports d'origines septentrionales ou méridionales, doivent être prises en considération : elles ont une signification climatique certaine, notamment au niveau de la circulation atmosphérique générale.

Summary. — Tbe dispersal of pollen by atmospheric currents was studied along a transect ORAN (35°40 N) ABIDJAN (5°25 N) near the 0° meridian (between 0° and 8° W).

The pollen deposited on tbe soil were ssmpled at all latitudinal positions by means of the flux of surface dust.

The comparison of tbe latitudinal characteristics of the areas at whicb tbe dispersed pollen were collected witb tbe grographical distribution of the pollen sources led to the classification of the pollen assemblage so collected in the Sahara into 3 major groups :

1) non-significant autocbthonous group, comprising ubiquitous taxa (e.g. : Gramineae), holarctic (e.g. : *Plantago*) or pantropical (e.g. : *Cassia*) ;

2) significant autochthonous group (area of distribution limited to a region, e.g. : *Calligonum* in the Sahara). Tbe taxa may be considered as good biogeographical markers ;

3) allochthonous group (e.g. : *Quercus* and Comhretaceae in tbe Sahara). Tbe regional characteristics of this group, determined hy tbe ratio between northern and southern sources are noteworthy : they are of a definite bioclimatic significance, especially in connection with general atmospheric circulation.

* Laboratoire de Palynologie, E.R. 25 du C.N.R.S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cedex.

Source : MNHN, Paris

La dissémination des pollens par les courants atmosphériques est étudiée à partir de l'analyse des retombées polliniques sédimentées à la surface du sol. Ces retombées sont échantillonnées selon une technique de prélèvement de la poussière de surface par fluxage (4).

Mode d'échantillonnage, bref aperçu

Deux filtres de gaze siliconée de 400 cm^2 de surface [1] sont déposés sur un porte-filtre à l'arrière d'un véhicule roulant hors piste à une vitesse de l'ordre de 30 km/heure.

En fonction des difficultés rencontrées sur le terrain, les filtres sont exposés sur des parcours de 5 à 10 km. Un grand nombre de pollens figure parmi les poussières prélevées ; selon la densité de la couverture végétale, plusieurs millions en région méditerranéenne, 50 000 au minimum dans les régions totalement désertiques telles le Tanezrouft. Un échantillonnage parfaitement représentatif des retombées polliniques actuelles peut être ainsi obtenu, même dans les conditions climatiques les plus extrêmes.

Les grains captés sont libérés à l'aide d'une série de traitements chimiques, analogue à celle pratiquée sur les sédiments siliceux (4) ; le support filtrant est solubilisé ainsi que la plus grande partie des particules organiques et minérales prélevées en même temps que les pollens.

Les résultats des analyses polliniques fractionnelles statistiquement représentatives sont traités selon un programme informatique spécialement mis au point au laboratoire (8).

Localisation géographique des sites étudiés

L'étude de la dissémination des pollens par les courants atmosphériques ne peut être abordée qu'à l'aide de transects d'observations réalisés à une grande échelle.

Le Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. de Montpellier sous la direction de Madame M. Van Campo a entrepris l'étude de tels phénomènes le long de transects Nord-Sud couvrant 64° en latitude, de la Laponie (Abisko, station scientifique suédoise (68°21 N)) à la région guinéenne, près d'Abidjan en Côte d'Ivoire (5°25 N).

Seules les études réalisées sur le continent africain sont abordées ici.

Transect Oran (35°40 N) — Anidjan (5°25 N).

Des problèmes de logistique (10 000 km aller et retour) et de passage des véhicules employés entre les frontières de l'Algérie et du Mali ne nous ont pas permis de réaliser ce transect en une seule mission.

Quatre transects latitudinaux plus modestes furent donc organisés séparément :

- Transect C, effectué en Algérie en septembre 1972 entre Bouctoub (Hauts Plateaux 34° N), et Bordj Moctar (Sahara Méridional 21°20 N).
- Transect F, effectué en Algérie en mai 1973 entre Oran (région méditerranéenne 35°40 N), et Bordj Moctar (21°20 N).
- Trausect G, effectué en Algérie et au Mali en novembre 1975 — grâce à l'amabilité de M. Leblanc, géologue — entre Reggane (Sahara Central 27° N), et Gao (Sahel 16°30 N).
- Transect N, effectué au Mali et en Côte d'Ivoire en février 1977 — grâce à l'amabilité de M. le Professeur Beaudet, géographe — entre l'Adrar des Iforas. (Nord Sahel 18°N), et la région d'Abidjan (région guinéenne 5°25 N) via Gao, Mopti, Bamako au Mali ; Odiénné, Séguéla, Man et Soubré en Côte d'Ivoire.

Les régions bioclimatiques étudiées et le nombre de prélèvements analysés dans chacune d'elles sont mentionnés dans le tableau ci-dessous, les limites latitudinales étant déterminées au niveau des sites échantillonnés ; ces informations sont portées en abscisse dans les diagrammes 1 à VII.

Un prélèvement a été réalisé au minimum tous les degrés en latitude, la maille d'échantillonnage étant plus resserrée dans les zones où des changements de flore s'opèrent sur de courtes distances, notamment sur les versants des Hauts Plateaux et de l'Atlas Saharien entre 31° et 35° N.

[1] Le deuxième filtre peut faire l'objet d'analyses minéralogiques ou d'éléments radioactifs.

Source : MNHN, Paris

Régions bioclimatiques échantillonnées	Limites latitudinales en ° et 1/10	Nombre de prélèvements étudiés par transect
Sud Méditerranéenne	35°5-33°0N	C : 2 ; F : 8
Présaharienne	32°7-32°0N	C : 1 ; F : 4
Sahara Septentrional	31°7-27°8N	C : 5 ; F : 5
Sahara Central	26°9-24°1N	C : 4 ; F : 4
Sahara Méridional	23°3-20°4N	C : 3 ; F : 3 ; G : 2
Sahalienne	18°3-14°8N	G : 1 ; N : 5
Soudanienne	14°3-11°5N	N : 4
Soudano-guinéenne	10°5- 7°0N	N : 5
Guinéenne	6°7- 5°4N	N : 2

Résultats

Les analyses polliniques qualitatives et quantitatives des échantillons de poussières de surface recueillis nous permettent :

1) de dresser un inventaire exhaustif des taxons représentés, à l'heure actuelle, par leurs retombées polliniques au sol ;

2) de déterminer les caractéristiques principales des aires de dissémination polliniques de ces taxons, c'est-à-dire :

- la reconnaissance des limites Nord-Sud actuellement atteintes au voisinage du Méridien O° (entre 0° et 8° W),
- l'observation du gradient latitudinal de leurs retombées (résultante distribution géographique des plantes émettrices circulation atmosphérique régionale),
- et la délimitation de l'amplitude des variations saisonnières [1] (résultante cycles de pollinisation annuels — période de remanence des pollens sédimentés au sol — direction principale des courants atmosphériques saisonniers).

La confrontation des aires de dispersion pollinique actuelles avec les aires de répartition géographique des plantes productrices (15-16-17-18) nous conduit à regrouper l'ensemble des pollens observés au Sahara en trois composants polliniques principaux :

1) un composant autochtone non significatif ;

2) un composant autochtone significatif ;

3) un composant allochtone.

1) *Composant pollinique autochtone non significatif.*

Sont inclus dans ce composant les pollens produits :

- soit par des taxons représentés dans toutes les régions biogéographique traversées, ces pollens constituant un ensemble « *ubiquiste* »,
- soit par des taxons communs seulement à plusieurs régions biogéographiquement distinctes,
  - sous influence tempérée et méditerranéenne, en constituant un ensemble « *holarctique* »,
  - sous influence tropicale, en formant alors un ensemble « *pantropical* ».

[1] A l'aide des prélèvements réalisés par les transects C, F, G et N aux mêmes endroits à des saisons différentes.

Source : MNHN, Paris

a. — *Ensemble pollinique ubiquiste* (Diagramme I).

Cet ensemble regroupe la plus grande partie des pollens sédimentés dans les différentes régions, comme le montre le diagramme I.

Sont inclus dans cet ensemble les taxons suivants : Chenopodiacées-Amaranthacées, Composées échinulées, Compusées fenestrées, Convolvulacées, Crucifères, Cyperacées, Graminées p.p., Labiées, Malvacées, Myrtacées (non déter.), Papilionacées (non déter.), Ranunculacées, Rhamnacées, Rosacées, Scrophulariacées p.p., Urticacées : *Capparis, Euphorbia, Galium, Heliotropium, Lenna, Polygala, Rhus, Typha*.

L'influence de ces taxons dans les spectres polliniques de surface varie cependant d'une région à l'autre comme le montrent les exemples figurés dans les diagrammes V (Graminées et Cyperacées) et VI (Chenopodiacées-Amaranthacées).

Par ailleurs, en utilisant les rapports établis entre les taxons ubiquistes, on met en évidence des gradients latitudinaux dont les valeurs régionales deviennent parfaitement significatives (6).

b. — *Ensemble pollinique holarctique* (Diagramme I).

Les taxons inclus dans cet ensemble sont, dans leur plus grande majorité, présents depuis les régions septentrionales de la zone tempérée jusqu'au Sahara méridional : Caryophyllacées, Geraniacées, Ombellifères, Papaveracées, Plumbaginacées, Thymeleacées ; *Androcymbium, Asphodelus, Centaurea, Chelidonium, Cressa cretica, Echium, Erodium, Fagonia, Helianthemum, Hyocyamus, Limonium, Linaria, Lotus, Plantago, Reseda, Rumex, Tamarix*.

Bien que ces taxons ne soient pas représentés dans la flore de la zone sahélienne proprement dite, la limite méridionale de leur aire de dispersion atteint cependant 16° N comme on peut l'observer sur le diagramme I.

c. — *Ensemble pollinique pantropical* (Diagramme I).

Cet ensemble regroupe les taxons *Aeschynomene, Ficus, Oldenlandia* dont les aires de répartition géographique recouvrent toutes ou la plus grande partie des régions tropicales guinéenne, soudano-guinéenne, soudanienne et sahélienne, voire même le Sahara méridional, tel est le cas de *Cassia*.

2) *Composant pollinique autochtone significatif du climat saharien* (Diagramme II).

Ce composant regroupe les taxons (probablement faibles pollinisateurs) dont la zone de dissémination pollinique observée s'écarte peu de l'aire de répartition du taxon. Ces taxons étant, par ailleurs, caractéristiques soit de la région saharo-sindienne seulement, tel est le cas de *Calligonum, Cleome arabica, Ephedra, Haplophyllum* et *Nitraria*, soit à la fois de la région saharo-sindienne et de la région tropicale sahélienne, tel est alors le cas de *Acacia, Arnebia, Cleome* (non *arabica*), *Moltkia ciliata, Polycarpea, Trichodesma* et *Zygophyllum*. Ces taxons peuvent être considérés comme de bons marqueurs biogéographiques du climat saharien lorsqu'ils sont observés en région saharienne et comme de bons marqueurs de la circulation de l'atmosphère quand ils sont recueillis à l'extérieur du Sahara et de la région sahélienne. *Ephedra, en tant que taxon pollinique*, doit être considéré comme un bon marqueur du climat saharien (Diagramme VI). Bien que ce genre fasse également partie des flores des régions tempérée et méditerranéenne, son pollen n'est pratiquement jamais observé dans l'atmosphère de ces régions en dehors du passage de masses d'air en provenance du Sahara : ces masses d'air sont alors incontestablement « marquées » par la présence simultanée de *Moltkia ciliata* et de *Calligonum* notamment (10-13).

Le composant pollinique autochtone figuré sur le diagramme II est notablement influencé par la présence d'*Ephedra* au Sahara et en région présaharienne, et par la présence d'*Acacia* en régions sahélienne et soudanienne.

3) *Composant pollinique allochtone au Sahara* (Diagramme II).

Ce composant regroupe l'ensemble des pollens disséminés loin de l'aire de répartition des plantes émettrices.

Source : MNHN, Paris

Ces taxons, en général grands pollinisateurs, constituent de bons marqueurs de la circulation atmosphérique générale lorsque leurs pollens sont observés en dehors de leur aire naturelle de répartition.

En fonction de la résultante annuelle régionale de la circulation atmosphérique générale, chaque région se trouve caractérisée par un assemblage particulier de pollens allochtones en provenance des régions plus septentrionales ou plus méridionales ; une inversion d'influence entre les apports tempérés-méditerranéens et tropicaux s'opère, à l'heure actuelle, au niveau de 20° N (Diagramme II).

a. — *Ensembles polliniques allochtones en provenance des régions les plus éloignées du Sahara.* (Diagramme III).

En ce qui concerne le Sahara, ces ensembles polliniques proviennent :

• soit des régions tempérées : *Abies, Betula, Carpinus, Castanea, Corylus, Fagus, Juglans, Picea, Symphytum,*

puis méditerranéenne : *Aesculus, Alnus, Buxus, Cedrus, Celtis australis, Coriaria myrtifolia, Erica, Erica arborea, Fraxinus, Geranium, Ligustrum, Pinus, Quercus* (Diagramme VII).

Comme le montre le diagramme III, l'aire de dissémination de ces taxons tempérés et méditerranéens s'étend grâce aux alizés continentaux de N.E., jusqu'en région sahélienne au voisinage de 17° Nord.

• soit de la région soudanienne : Combretacées ; *Acalypha, Alysicarpus, Alternanthera, Blepharis, Borreria, Commiphora, Corchorus, Dalbergia, Mitracarpus scaber, Mollugo, Monechma, Phyllanthus reticulatus, Piliostigma, Randia, Securinega virosa* (Diagramme III).

En particulier, les Combretacées s'observent jusque vers 34° N (Diagramme VII) et même en Europe lors de situations exceptionnelles (10-13).

Par contre, les ensembles tropicaux plus méridionaux ne se retrouvent pas au Sahara ni en zone sahélienne. Les taxons soudano-guinéens (Sapotacées ; *Aeschynomene lateritia, Alchornea cordifolia, Bombax, Bridelia, Burkea africana, Celtis, Entada, Hymenocardia, Lannea, Lophira, Mitragyna, Phyllanthus mullerianus, Trema, Uapaca*) et guinéens (*Bighlia, Bosqueia, Canthium, Cardiospermum, Drypetes, Elaïs guineensis, Holoptelea, Ixora, Macaranga, Mareya micrantha, Morus mesozygia, Pienanthus, Prosopis africana, Teclea*) sont parfaitement caractérisés dans leur région respective comme l'indiquent les courbes du diagramme III. Leur absence plus au nord tendrait à démontrer que les masses d'air originaires des régions soudano-guinéennes et guinéennes ne pénètrent pas dans ces régions. De même, du côté septentrional, les masses d'air méditerranéennes n'arrivent pas dans les domaines soudano-guinéens et guinéens (Diagrammes III et IV).

b — *Ensembles polliniques allochtones en provenance des régions les plus proches du Sahara* (Diagramme IV).

Ces ensembles proviennent :

• soit de la région présaharienne et (ou) saharo-montagnarde (Cupressacées ; *Artemisia, Celsia, Lappula, Lygeum, Myrtus, Olea, Pistacia, Scabiosa*).

Les alizés transfèrent ces pollens en continu jusqu'en région soudanienne, comme le montre le diagramme IV.

• soit de la région sahélienne (Nyctaginacées ; *Balanites aegyptiaca, Boscia, Cadaba, Chrozophora, Grewia, Gynandropsis gynandra, Hyphaene thebaïca, Indigofera, Maerua, Salvadora persica, Trianthema, Tribulus*).

Une partie de ces pollens est toutefois produite dans le Sahara méridional. Ils sont, dans leur totalité, allochtones au Sahara septentrional et plus au Nord ; ils se rencontrent jusqu'en région méditerranéenne vers 35° N, amenés par les vents de sable en provenance du Sahara méridional.

Source : MNHN, Paris

Discussion.

Les données que nous obtenons sur la composition latitudinale des retombées polliniques par la méthode de fluxage de la poussière de surface sont-elles significatives ?

Les premiers résultats, publiés en 1975 (12) 1976 (5) à partir du transect C réalisé entre les Hauts Plateaux Algériens et la frontière du Mali, ont pu troubler l'esprit de quelques chercheurs : en effet, contrairement aux interprétations paléoclimatiques formulées auparavant sur l'Holocène saharien, les aires de dispersion pollinique alors mises en évidence démontraient que la flore saharienne *sensu stricto* a très peu varié dans sa composition pendant les 8 à 10 derniers millénaires. Cette notion de continuité floristique est maintenant admise par les palynologues (11-14).

Depuis ces publications, plusieurs études ont été conduites soit à l'extérieur du continent africain, soit en dehors des régions que nous avions échantillonnées.

Ces recherches permettent d'affirmer que les gradients latitudinaux des ensembles polliniques que nous avons observés, ont une signification climatique certaine, que ceux-ci soient autochtones ou allochtones aux différentes régions échantillonnées.

1) Les prélèvements atmosphériques réalisés au large des côtes africaines à l'occasion des campagnes océanographiques ORGON III (3) et ORGON IV entre 0 et 28° N, grâce à l'amabilité de M. CARATINI, démontrent que les données polliniques révélées par nos transects de fluxage sont en concordance avec les gradients obtenus au large des côtes africaines (Diagrammes V-VI et VII).

2) Les spectres polliniques de surface des régions de Béni-Abbès (30° N) — prélèvements C 12 et F 15 — et d'Oran — prélèvements F 1 — sont très proches de la composition annuelle moyenne de l'atmosphère étudiée dans ces 2 régions (2-7) tels que les montrent les exemples figurés dans les diagrammes V, VI et VII.

3) Les assemblages polliniques de surface observés le long des transects étudiés ainsi que leurs variations latitudinales se retrouvent dans leurs traits généraux (compte tenu du décalage de 5 à 6° en latitude occasionné par les alizés continentaux de N.E. (9)) dans les sédiments pleistocènes (épisodes Y 4 a et b) prélevés entre 8 et 33° N au large des côtes africaines par la campagne océanographique METEOR (1) : cf. exemples des Graminées et des Cypéracées (Diagramme V), des *Ephedra* et des Chenopodiacées-Amaranthacées (Diagramme VI) et celui de l'assemblage *Quercus*-Combretacées figuré dans le diagramme VII.

On observera en particulier qu'à l'heure actuelle l'inversion d'influence entre *Quercus* et les Combretacées s'opère au niveau de 25° de latitude ; aux épidodes Y 4 a et b ; cette inversion se situait entre 22° et 20° (les *Quercus* dominaient les Combretacées à 23°, à 19° l'inverse se produisait).

Une bonne connaissance des caractéristiques régionales actuelles des assemblages polliniques de surface apparaît comme essentielle à la compréhension des phénomènes paléoclimatiques récents [1]. On peut considérer que ces assemblages constituent des spectres polliniques potentiels : ils sont, en effet, susceptibles d'être fixés dans les zones sédimentaires par les ruissellements de surface.

Les variations régionales de ces assemblages liées aux modifications climatiques latitudinales constituent des données de base qui devraient permettre de mieux circonscrire les changements paléoclimatiques enregistrés dans les sédiments.

En particulier, les caractéristiques régionales du composant allochtone, déterminées par la proportion des apports d'origine septentrionale ou méridionale, doivent être prises en considération car elles ont une signification climatique certaine, entre autre au niveau de la circulation atmosphérique générale (Diagramme VII).

Les résultats obtenus en Afrique démontrent

— d'une part que la composition des retombées polliniques locales caractérise parfaitement les régions échantillonnées comme l'illustrent les diagrammes II, III, et IV;

[1] Voir en particulier le gradient latitudinal des retombées polliniques des Cyperacées figuré sur le diagramme V.

Source : MNHN, Paris

— et d'autre part, que les retombées d'origine allochtone — dans leur composition locale et par les limites géographiques atteintes — se modèlent parfaitement sur la circulation générale de l'atmosphère.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. G. Beaudet, Professeur à l'Institut de Géographie à Paris, R. Cary, M. Leblanc et A. Moussine Pouchkine, géologues au Centre Géologique et Géophysique du C.N.R.S. à Montpellier, pour les fluxages qu'ils ont bien voulu réaliser au cours de leurs campagnes de recherches au Sahara et en Afrique tropicale.

BIBLIOGRAPHIE

1. Agwu, C. (1979). — Vegetations- und Klimageschichtliche Untersuchung an marinen Sedimenten vor der westafrikanischen Küste. Dissert. Doktor. Math. — Naturwiss. Fak. Göttingen.
2. Cambon, G. (1979). — Variations latitudinales des spectres polliniques de l'atmosphère en Méditerranée occidentale. Palynologie et Climats, Paris 16-18 octobre, IVe symposium de l'A.P.L.F., p. 9.
3. Caratini, C., Cour P. (1980). — Aéropalynologie en Atlantique oriental au large de la Mauritanie, du Sénégal et de la Gambie. *Pollen et Spores*, 22, n° 2 : 245-256.
4. Cour, P. (1974). — Nouvelle technique de détection des flux et des retombées polliniques : étude de la sédimentation des pollens déposés à la surface du sol. *Pollen et Spores*, 16, n° 1 : 103-141.
5. Cour, P., Duzer, D. (1976). — Persistance d'un climat hyperaride au Sahara central et méridional au cours de l'Holocène. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, 18, n° 2-3 : 175-197.
6. Cour, P., Duzer, D. (1977). — La signification climatique, édaphique et sédimentologique des rapports entre taxons en analyse pollinique. In « Symposium : apport sur les techniques récentes en palynologie » Liège, septembre 1977.
7. Cour, P., Guinet, Ph., Cohen, J., Duzer, D. (1973). — Reconnaissance des flux polliniques et de la sédimentation actuelle au Sahara nord-occidental. In « Palynology in medecine » Proc. 3rd intern. palyn. Conf. Novosibirsk. « Nauka », Moskva : 41-58.
8. Gros, R. (1978). — Méthodes informatiques appliquées à l'analyse pollinique au laboratoire de Montpellier. *Ann. Mines Belgique*, n° 3 : 351-358.
9. Mainguet, M., Canon, L. (1976). — Vents et paléovents du Sahara. Tentative d'approche paléoclimatique. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, 18, n° 2-3 : 241-250.
10. Mazurie, R. (1978). — Applications aéropalynologiques en météorologie. Mémoire de fin d'études, École Nationale de la Météorologie, Paris, 110 p.
11. Schulz, E. (1979). — Die Vegetation der Oestlichen Zentralen Sahara und ihre Entwicklung im Holozän. Thèse Sciences, Würzburg, 228 p.
12. Van Campo, M. (1975). — Pollen analyses in the Sahara. In « Problems in Prehistory : North Africa and the Levant » F. Wendorf and A. E. Marks ed. ; SMU Press, Dallas : 45-64.
13. Van Campo, M., Planchais, N., Cour, P. (1977). — Film « Dispersion du pollen dans l'atmosphère » Production et diffusion du S.E.R.D.D.A.V., C.N.R.S., Paris.
14. Van Zinderen Bakker, E. M. et Maley, J. (1979). — Late Quaternary paleoenvironments of the Sahara region. *Paleoecology of Africa* 10/11, p. 83-104.

Flores consultées.

15. Aubreville, A. (1950). — Flore forestière soudano-guinéenne. Société d'Édition géogr. mar. colon., Paris, 523 p.
16. Ozenda, P. (1958). — Flore du Sahara septentrional et central. C.N.R.S. éd., 486 p.
17. Quezel, P., Santa, S. (1962). — Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. C.N.R.S. éd. 1170 p.
18. Peyre de Fabregues, B. et Lebrun, J. P. (1976). — Catalogue des plantes vasculaires du Niger. Inst. Élevage et Méd. vétér. Pays trop. Paris, 433 p.

Source : MNHN, Paris

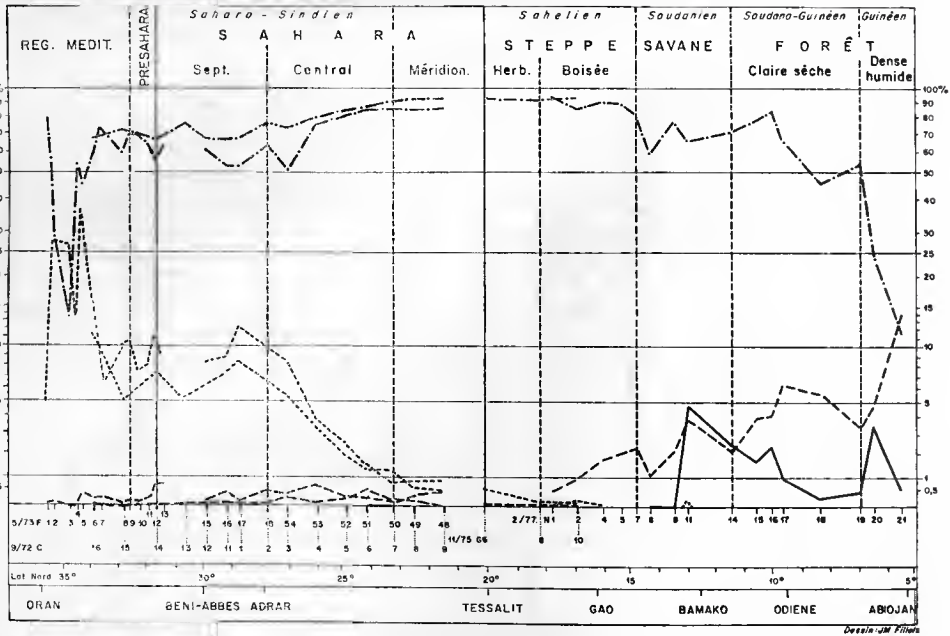


DIAGRAMME I

.—.— ENSEMBLE POLLINIQUE CRIQUISTE dont : Graminées p.p., Chenopodiacées-Amaranthacées, Cyperacées, Composées p.p., Crucifères, Papilionacées p.p., *Euphorbia*, Urticacées p.p., *Typha*...

– – – ENSEMBLE POLLINIQUE « HOLARCTIQUE » dont : *Plantago*, Ombellifères, *Echium*, *Helianthemum*, *Rumex*...

—— ENSEMBLE POLLINIQUE PANTROPICAL dont : *Aeschynomene*, *Oldenlandia*, *Cassia*, *Ficus*.

— POLLENS INDÉTERMINÉS.

Source MNHN, Paris

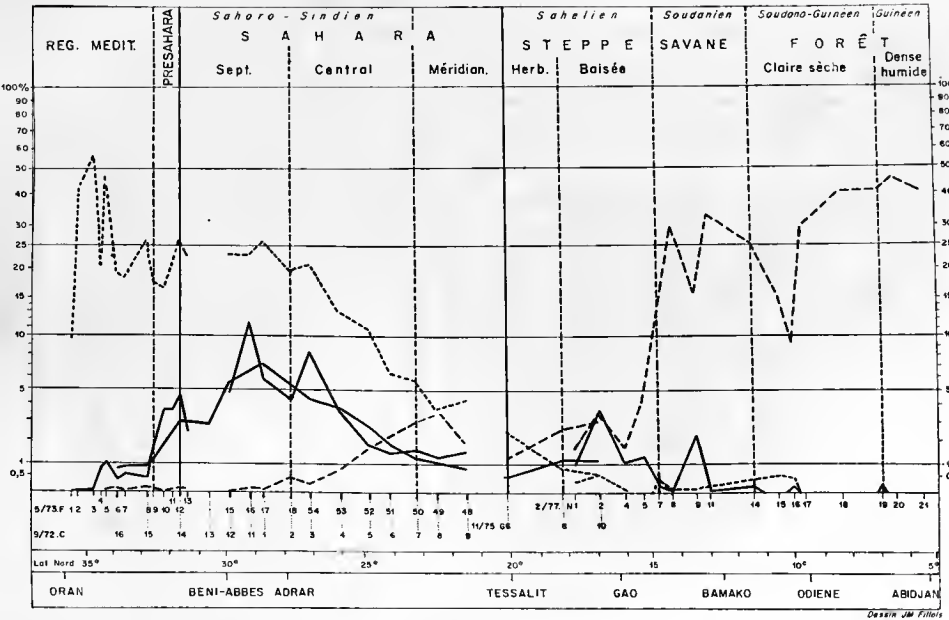


Diagramme II

– – – Composant pollinique tempéré, méditer., présaharien et saharo-montagnard allochtone au Sahara.

— — — Composant pollinique tropical allochtone au Sahara.

——— Composant pollinique autochtone saharo-sindien, saharo-sindien et tropical-sahélien significatif du climat saharien dont : *Ephedra, Calligonum, Cleome arabica, Nitraria...* ; *Acacia, Zygophyllum, Moltkia ciliata, Polycarpea, Trichodesma...*

Source MNHN, Paris

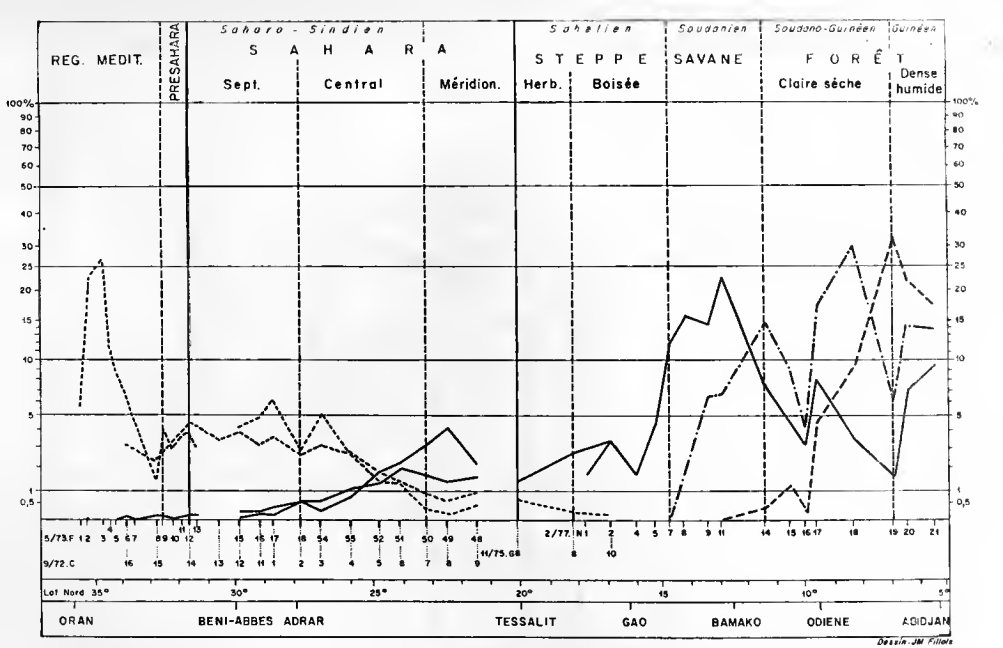


DIAGRAMME III

- - - - ENSEMBLE POLLINIQUE TEMPÉRÉ ET MÉDITERRANÉEN ALLOCHTONE AU SAHARA dont : *Castanea, Betula, Corylus...* ; *Quercus, Pinus, Cedrus, Erica, Phillyrea, Fraxinus...*

——— ENSEMBLE POLLINIQUE TROPICAL SAHELO-SOUDANIEN ALLOCHTONE AU SAHARA dont : Combretacées, *Commiphora...*

—.—.— ENSEMBLE POLLINIQUE SOUDANO-GUINÉEN NON REPRÉSENTÉ AU SAHARA dont : *Hymenocardia*, Sapotacées...

— — — ENSEMBLE POLLINIQUE GUINÉEN NON REPRÉSENTÉ AU SAHARA dont : *Morus mesozygia, Picnanthus...*

Source MNHN, Paris

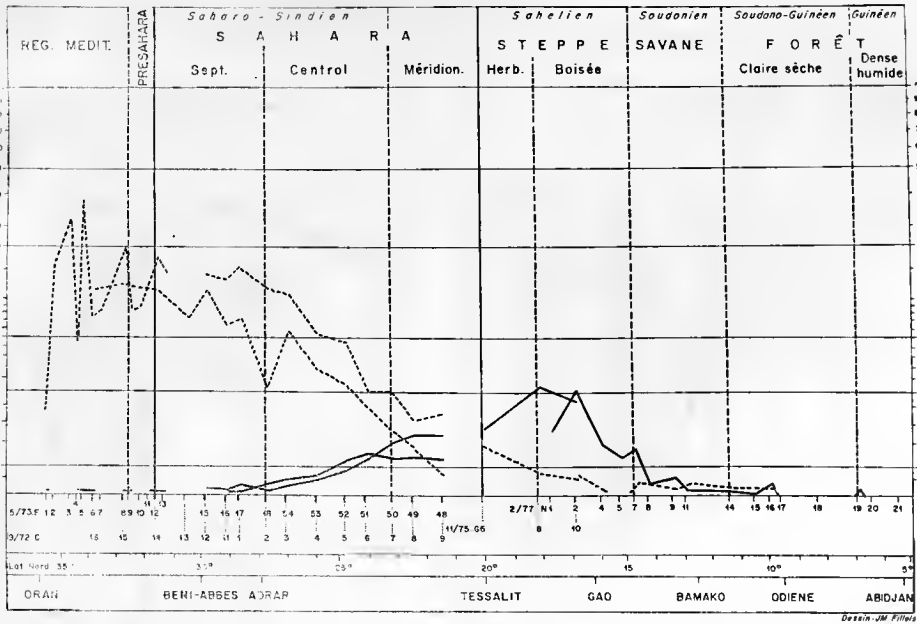


Diagramme IV

Ensemble pollinique méditerranéen-présaharien ou saharo-montagnard dont : *Artemisia*, Cupressacées, *Olea*, *Lygeum spartum*, *Pistacia*, *Argania*, *Celtis*...

Ensemble pollinique tropical sahelien et saharo-montagnard tropical dont : *Gynandropsis gynandra*, *Balanites aegyptiaca*, *Tribulus*, Nyctaginacées, *Maerua*, *Chrozophora*. *Indigofera*...

Source MNHN, Paris

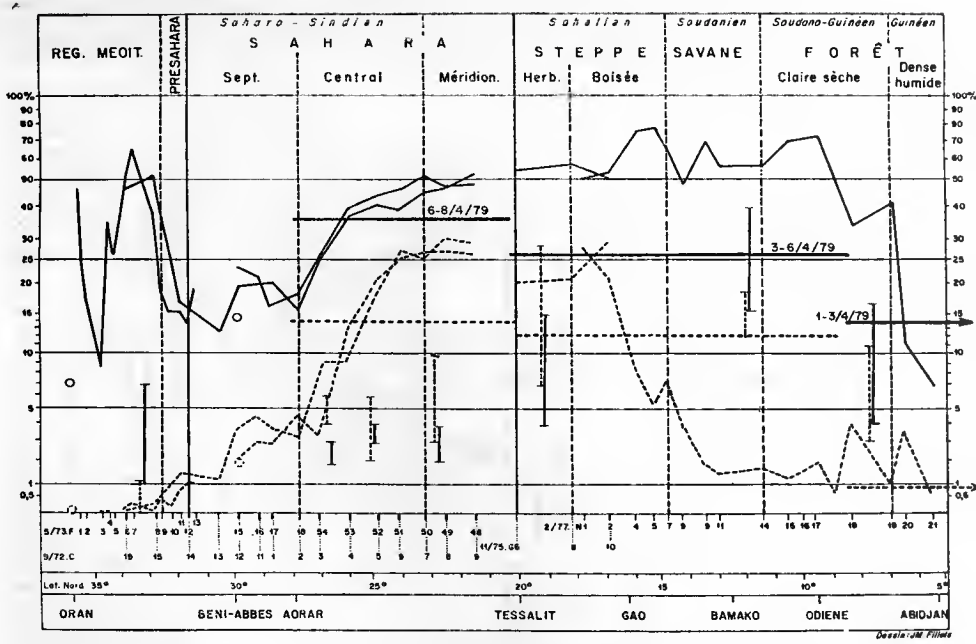


DIAGRAMME V

1) *Cercles.* Aéropalynologie terrestres ; fréquences relatives : ORAN, moyenne annuelle 1977-1978 (2) ; BENI-ABBES, moyenne annuelle 1969-1970 (7).
2) *Traits horizontaux.* Aéropalynologie marine, données de la campagne océanographique ORGON IV ; fréquences relatives (moyennes latitudinales) : 1-3 avril 1979, 0°56 N/12°30 W — 8°30 N/18°30 W ; 3-6 avril 1979, 8°30 N/18°30 W — 20°15 N/19°10 W ; 6-8 avril 1979, 20°15 N/19°10 W — 27°54 N/16°30 W.
3) *Traits verticaux entre crochets.* Sédiments marins, campagne océanographique METEOR ; fréquences relatives (valeurs extrêmes relevées pour les épisodes Y 4a et b (1) au Pléistocène supérieur) ; carottages positionnés en latitude.

Source MNHN, Paris

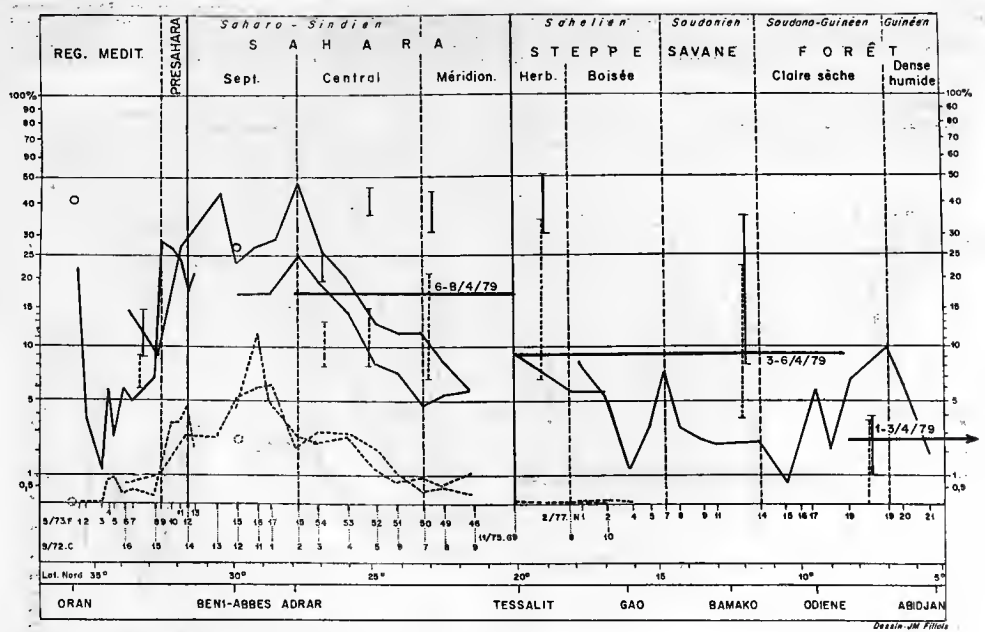


Diagramme VI

1) *Cercles.* Aéropalynologie terrestre ; fréquences relatives : ORAN, moyenne annuelle 1977-1978 (2) ; BENIS-ABBES, moyenne annuelle 1969-1970 (7).

2) *Traits horizontaux.* Aéropalynologie marine, données de la campagne écoanographique ORGON IV ; fréquences relatives (moyennes latitudinales) : 1-3 avril 1979, 0°56 N/12°30 W — 8°30 N/18°30 W ; 3-6 avril 1979, 8°30 N/18°30 W — 20°15 N/19°10 W ; 6-8 avril 1979, 20°15 N/19°10 W — 27°54 N/16°30 W.

3: *Traits verticaux entre crochets.* Sédiments marins, ocampagne océnographique METEOR ; fréquences relatives (valeurs extrêmes relevées pour les épisodes Y 4a et b (1) au Pléistocène périeur) ; carottages positionnés en latitude.

Source MNHN, Paris

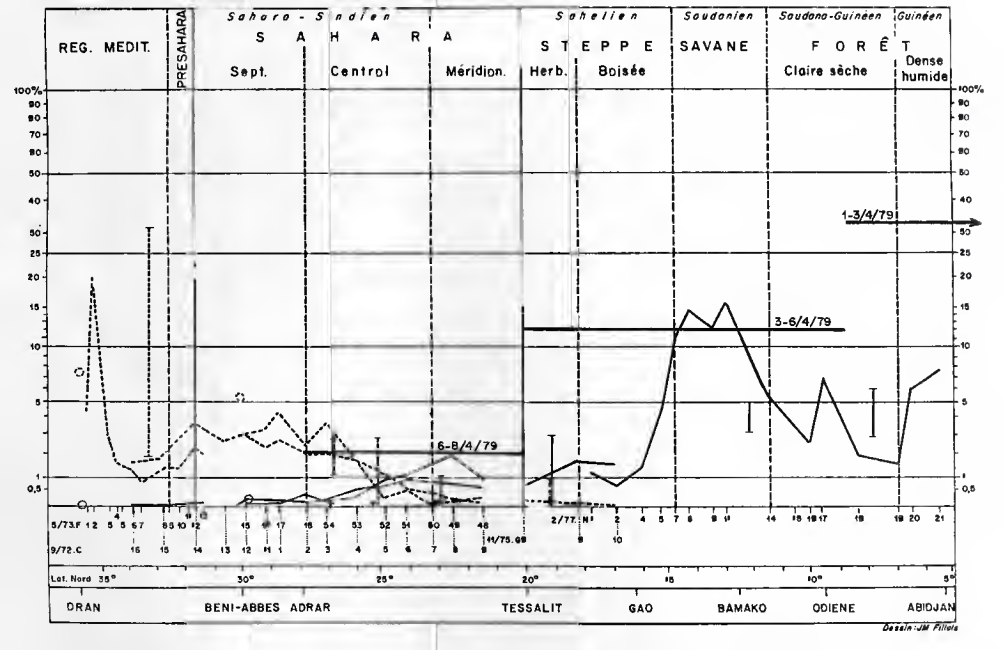


DIAGRAMME VII

1) *Cercles.* Aéropalynologie terrestre ; fréquences relatives : ORAN, moyenne annuelle 1977-1978 (2) ; BENIS-ABBES, moyenne annuelle 1960-1970 (7).

2) *Traits horizontaux.* Aéropalynologie marine, données de la campagne océanographique ORGON IV ; fréquences relatives (moyennes latitudinales) : 1-3 avril 1979, 0°56 N/12°30 W — 8°30 N/18°30 W ; 3-6 avril 1979, 8°30 N/18°30 W — 20°15 N/19°10 W ; 6-8 avril 1979, 20°15 N/19°10 W — 27°54 N/16°30 W.

3) *Traits verticaux entre crochets.* Sédiments marins, campagne océanographique METEOR ; fréquences relatives (valeurs extrêmes relevées pour les épisodes Y 1a et b (1) au Pléistocène supérieur) ; carottages positionnés en latitude.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PALÉOCLIMATS DU QUATERNAIRE

LA DÉMARCHE PALÉO-CLIMATIQUE DU PALYNOLOGUE : POSSIBILITÉS ET LIMITES [1]

PAR

ARMAND PONS *

Résumé. — Dans sa démarche paléoclimatique — de nature complexe et approximative puisque biologique et non physico-chimique — le palynologue peut utiliser la morphologie et la structure du pollen, l'identité des organismes représentés par des spores ou des grains de pollen conservés, les rapprochements possibles entre assemblages d'organismes anciens ainsi représentés et communautés constituées actuellement par les organismes vivants.

Malgré les propriétés extraordinaires du pollen (particularité, grande production, large dissémination et conservation particulièrement facile), cette démarche, la plus fertile parmi celles des disciplines paléontologiques, exige encore une critique permanente et doit reposer sur une parfaite connaissance de la biologie et de l'écologie des végétaux actuels.

Summary. — In his paleoclimetological approach — which is complex and approximate since biological and not physico-chemical — the palynologist can make use of the pollen morphology and structure, the identity of organisms represented by preserved spores or pollen grains, possible comparisons between assemblages of ancient and thus represented organisms and communities constituted at the present time by living organisms.

In spite of the extraordinary properties of the pollen grain (peculiarity, large production and dissemination, particularly good and easy preservation), this approach, the most efficient among the different paleontological branches, still involves a constant criticism, and it must depend on a perfect knowledge of the biology and ecology of plants of the Present.

Parmi toutes les démarches scientifiques visant à la connaissance des climats passés, celle du palynologue est originale autant par ses difficultés — qui tiennent au caractère complexe et approximatif de ses bases, de nature biologique et non physico-chimique — que par la richesse que lui confèrent les possibilités assez exceptionnelles du matériel sporopollinique.

En fait, le palynologue, pour accéder à une certaine connaissance des milieux — donc du climat — passés exploite les trois sources de renseignements auxquelles recourent toutes les branches de la paléontologie :

— la morphologie et la structure des organes conservés ou fossilisés qu'il étudie ;

— l'identité des organismes ainsi représentés, déterminée dans le cadre de la systématique des organismes vivants et utilisée en fonction de l'écologie de ces derniers ;

— les rapprochements possibles entre assemblages d'organismes anciens et communautés constituées actuellement par les organismes vivants.

1. La nature principalement botanique de l'argumentation développée dans cette conférence introductive au Colloque l'a fait ranger dans la rubrique consacrée aux paléoclimats quaternaires bien que l'ensemble des époques géologiques soit évidemment concerné (N.D.L.R.).

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, E.R.A. CNRS n° 404, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13.

Source : MNHN, Paris

Mais cette exploitation, le palynologue la conduit avec des déficiences et des capacités propres, étant bien évident qu'il ne peut la mettre valablement en œuvre qu'avec une solide connaissance de la biologie, de la systématique, de l'écologie des végétaux vivants et de la bioclimatologie (c'est-à-dire de la résultante utile du climat sur le vivant) : même si les données actuelles ne sauraient être une clef automatiquement suffisante pour le passé, elles n'en constituent pas moins le seul système de référence possible : comme la paléontologie en général, la palynologie dans tous ses aspects — donc l'analyse pollinique — n'est bien qu'un chapitre de la biologie.

La première source de renseignements est donc constituée par la morphologie et la structure des spores ou des grains de pollen anciens.

Plusieurs communications à ce Colloque traitent de quelques aspects particuliers des relations entre morphologie et structure sporopollinique d'une part et climat d'autre part, et dispensent d'un long commentaire.

Cependant, trois données générales paraissent devoir être simplement rappelées à ce sujet :

1) Sauf à admettre la modification dans le temps des processus biologiques et métaboliques fondamentaux — ce qui forcerait à admettre que ces mécanismes ne peuvent se résoudre à des phénomènes physico-chimiques et reviendrait à ruiner l'idée même de paléontologie — le principe d'uniformité — sur lequel s'est fondée toute la géologie à la suite de LYELL (et sur lequel, par contiguité, la paléontologie s'appuie avec trop de facilité) — est certainement moins fragile à ce niveau que dans les phases ultérieures de la démarche envisagée.

2) Les relations bien connues existant entre morphologie générale, structure et sculpture membranaires du grain de pollen d'une part et mode de pollinisation d'autre part montrent déjà à elles seules qu'une certaine reconstitution climatique est possible puisque l'entomogamie domine dans les pays chauds et l'anémogamie dans les pays froids et tempérés.

3) Si les relations entre l'organisation de la membrane ou ses apertures et l'ambiance dans laquelle se déplace le pollen sont incontestables, les nombreuses convergences observées aujourd'hui (Alismacées d'une part et Caryophyllacées ou *Thalictrum* de l'autre, par exemple, ont un pollen fort semblable alors que leur écologie est dans la majorité des cas très différente) montrent la complexité du déterminisme de ces caractères polliniques.

Au total il faut donc retenir — et ce n'est pas étonnant au moins pour le pollen qui, gamétophyte mâle très réduit et sans équivalent femelle libre, n'a pas d'existence autonome — que cette première démarche du palynologue conduit à des résultats assez sûrs mais peu précis dans la reconstitution des climats passés.

* * *

L'identité des organismes représentés par les spores et grains de pollen, située dans le cadre de la systématique et de l'écologie des végétaux actuels, constitue la deuxième source possible d'indications paléoclimatiques pour le palynologue.

Au niveau de cette approche strictement qualitative, le palynologue s'identifie encore au paléontologue. Comme ce dernier, il y souffre de trois handicaps :

a) Les exigences écologiques de beaucoup d'espèces sont encore plus ou moins mal connues et, inévitablement, toute estimation paléoclimatique tend à s'appuyer sur les données moyennes s'appliquant le plus souvent au genre (la même attitude étant adoptée à fortiori dans les cas de détermination du seul genre). Or, souvent, dans un genre certaines espèces peuvent s'éloigner notablement du profil écologique moyen ou général du genre (la majorité des espèces confèrent au genre *Salix* l'indication d'un climat tempéré comportant des zones humides mais les quelques *Salix* herbacés correspondent à un climat arcto-alpin et quelques rares espèces vivent sous le climat subéquatorial de la forêt amazonienne).

Source : MNHN, Paris

b) Au sein même de l'espèce peuvent exister plusieurs types de variations au regard des exigences écologiques du taxon (écoclines[1] et écotypes[2] en particulier) plus ou moins indépendantes de la morphologie. Déjà fréquemment difficiles à repérer sur la plante entière ou des macrorestes, ces variations sont à peine soupçonnables sur le matériel pollinique actuel et deviennent, sauf rarissime exception, insaisissables sur le matériel sporopollinique ancien.

S'il est tentant de se faire une idée de cette variation passée pour une espèce donnée en examinant son statut actuel, il faut toujours penser que la composition et la combinaison des génotypes d'une espèce varient en permanence et de façon complexe dans le temps et l'espace : la projection dans le passé de l'état des choses actuel ne peut donc être valable que pour un court laps de temps.

c) Enfin, et surtout, la répartition géographique que présente aujourd'hui une espèce donnée — donc ses relations avec le climat — résulte de toute son histoire, donc éventuellement de vicissitudes postérieures au moment que l'on envisage. En particulier, il faut compter dans la plupart des cas avec des aléas récents, soit du fait des événements climatiques quaternaires, soit du fait de l'action humaine.

Ainsi, par exemple, *Quercus ilex*, omniprésent aujourd'hui en Provence calcaire, semblerait constituer le représentant type du bioclimat méditerranéen semi-humide. En réalité, H. Triat (1978) a montré que l'extension de l'yeuse, récente et anthropique, s'est opérée, à partir de bases naturelles correspondant à un bioclimat nettement plus sec et vraisemblablement plus froid que le bioclimat méditerranéen semi-humide.

Mais outre ces difficultés rencontrées par tout paléontologue, le palynologue est confronté à trois problèmes particuliers :

1. Même pour le passé le plus récent, les possibilités de détermination du pollen dispersé sont fonction de la *particularité pollinique* qui est une donnée naturelle fort capricieuse.

Pour les pollens actuels elle est généralement suffisamment accusée au niveau du genre mais nécessite des observations très détaillées et sur un bon nombre de grains pour être utilisée au niveau spécifique.

2. *Le type biologique* (au sens de Raunkaier) — c'est-à-dire la forme sous laquelle le végétal survit aux conditions les plus dures qu'il ait à subir — exprime beaucoup mieux que son appartenance à tel genre ou telle famille la liaison de chaque taxon avec son milieu ; or la détermination botanique de la spore et du pollen dispersés ne renseigne, sauf dans le cas rarissime de détermination spécifique, aucunement sur le type biologique du végétal (à l'encontre de ce que permettent quelquefois les macrorestes). Il suffit de constater que la détermination « Palmier » appuie familièrement l'indication d'un climat de jungle tropicale — comme c'est bien le cas pour la plupart de ces grands végétaux monocaules — alors que *Chamerops humilis* vit dans des garrigues et maquis sous le bioclimat méditerranéen semi-aride — en liaison avec le fait que le bourgeon de ce palmier se situe à peu de distance du sol.

3. Dans le cadre de cette limitation, l'identité botanique s'estompe en reculant dans le temps du fait même de l'évolution. Du présent jusqu'au Miocène le genre, pour les végétaux arborescents, et le plus souvent, la famille, pour les végétaux herbacés, sont parfaitement accessibles, les distinctions spécifiques ou de groupes d'espèces devenant de plus en plus difficiles avec l'éloignement dans le passé. Durant le Paléogène le nombre de déterminations botaniques diminue, mais les grands genres d'arbres (*Acer*, *Fagus*, *Podocarpus*, *Engelhardtia*, *Rhizophora*...) sont encore discernables. Au-delà, seule est possible une identification morphographique, c'est-à-dire basée exclusivement sur les caractères morphologiques des spores ou grains de pollen et dans le cadre d'une systématique artificielle, de pure commodité. Le palynologue peut observer la corrélation entre tel groupe de formes et certaines conditions climatiques révélées par d'autres disciplines (au Crétacé supérieur les « Normapolles » correspondent à un climat de type tempéré et les « Proteacidites » à un complexe plutôt tropical), mais il n'est plus capable d'*une démarche paléoclimatique autonome*.

1. Variation continue sur un gradient écologique ou climatique (cas de *Pinus silvestris* de Scandinavie étudié par Langlet).

2. Formes plus ou moins distinctes morphologiquement, interfécondes, mais séparées les unes des autres par une discontinuité dans la variation et adaptées chacune à un habitat particulier (exemple des *Alchemilla* et *Potentilla* étudiées par Clausen en Sierra Nevada de Californie).

Source : MNHN, Paris

Est-ce à dire finalement que l'ensemble de ces réserves interdisent toute exploitation climatique des données strictement floristiques que fournit l'analyse pollinique ?
Évidemment non lorsqu'il s'agit du passé récent et de taxons qui sont à la fois peu affectés par l'homme et suffisamment uniformes aujourd'hui pour permettre de supposer une certaine stabilité dans les temps récents. Alors, comme le matériel pollinique bénéficie au niveau qualitatif des avantages qui sont les siens sur le plan quantitatif (parce que spores et pollens sont produits en très grandes quantités et jouissent d'une extraordinaire capacité de conservation, la notion d' « absence » est consistante à leur niveau), d'excellentes déductions paléoclimatiques sont possibles. Le meilleur exemple en est certainement fourni par les indications qu'IVERSEN (1944) a obtenues sur le détail des variations climatiques de l'Atlantique final et du Subboréal au Danemark en utilisant les seules données constituées par la présence ou l'absence simultanées ou partielles de *Viscum*, *Hedera* et *Ilex*.

Au total, nonobstant toutes les réserves que nous venons de formuler, la palynologie peut donc fournir des indications précieuses sur le climat et les milieux passés par les seules listes de taxons dont elle atteste de l'existence, mais cette possibilité exige des conditions précises assez rarement réunies.

Fort heureusement, le palynologue peut, manipulant un matériel doué de propriétés exceptionnelles, esquisser des rapprochements entre ensembles d'organismes anciens et ensembles constitués actuellement par les organismes vivants, et en cela aborder une connaissance des climats passés d'une exceptionnelle valeur.

Il est en effet unanimement reconnu par les écologistes que les groupements établis sur l'ensemble des organismes et statistiquement définis indiquent les conditions écologiques les plus précises (LEMÉE, 1967).

Or, le pollenanalyste, compte tenu des difficultés de détermination précédemment évoquées, peut prétendre accéder à une certaine connaissance des groupements végétaux à travers le spectre. Cette possibilité tient au fait que spores et pollens présentent en plus de leur particularité (qui permet leur détermination botanique) deux autres propriétés remarquables :

— production importante (sinon égale, du moins comparable) et grande facilité de dissémination ;
— extraordinaire capacité de résistance dans tous les milieux naturels qui les prédispose à une conservation quasi-automatique.

Mais deux conditions doivent être réunies :

— les processus qui gouvernent la réalisation des assemblages de pollens déposés à partir de groupements végétaux en présence dans une végétation doivent être connus : la place qui est faite à cette question dans plusieurs communications à notre symposium dispense de montrer que nous avançons substantiellement en ce sens, suffisamment au moins pour savoir que selon le type de milieu de dépôt (lac, estuaire, abri sous roche, tourbière), la même image pollinique ne résulte pas d'un même environnement végétal (surtout dans le domaine marin) ;
— une conservation, sinon parfaite du moins à peu près égale pour tous les pollens, doit pouvoir être raisonnablement posée ; à ce point risquent de se faire jour les difficultés des sédiments non organiques et/ou marins, mais d'une manière générale l'observation de l'état de conservation du matériel est un critère fiable à cet égard.

Ces deux difficultés écartées, la valeur paléoclimatique des données du pollenanalyste se trouve encore affectée par trois limitations naturelles :

1. Tout d'abord, le spectre pollinique reste muet quant à toutes les données analytiques qui caractérisent la « *structure* » des phytocoenoses, structure qui est aussi importante pour la connaissance de leurs relations avec le climat que leur composition floristique (même si celle-ci est statistiquement bien définie) : stratification, répartition relative des taxons (« sociabilité »), forme biologique adoptée par chacun... sont inaccessibles au pollenanalyste. L'étude des macrorestes végétaux mêlés au pollen constitue un recours contre cette faiblesse mais pour le seul groupement récepteur.

2. Même en ne prenant en compte que la composition floristique, une gêne provient du fait que les taxons les plus « caractéristiques » — ceux qui s'éloignent le moins souvent d'un type de milieu

Source : MNHN, Paris

et de groupement végétal bien défini — sont souvent les constituants mineurs des groupements végétaux que leur dimensions, donc leur production pollinique et la dispersion de leur pollen (il suffit de penser à l'Aspérule odorante caractéristique des hêtraies !), vouent presque à ne pas être représentés dans les spectres.

Ainsi seuls les — voire, le plus souvent, le — végétal dominant justifie le groupement végétal, et s'installe aussi une imprécision qui interdit toute indication paléoclimatique vraiment significative. Par exemple, combien de fois lit-on des conclusions paléoclimatiques à partir de l'observation de fréquences élevées de pollen de Chêne à feuillage caduc supposé être *Quercus pubescens* ? Or, *Quercus pubescens* est présent dans trois séries, l'une méditerranéenne, l'autre subméditerranéenne, la troisième « médioeuropéenne », qui impliquent des climats bien différents.

3. Mais le handicap le plus sérieux vient d'ailleurs et affecte même les reconstitutions de groupements végétaux les mieux étayées.

Il résulte du fait que dans le domaine de la reconstitution des groupements végétaux passés, le principe de l'*uniformité* ne peut être mis en œuvre d'office sans restriction ni examen (West *in* Birks and West, 1973).

En effet, si en géologie (où ne sont mises en jeu que des forces physiques et des phénomènes chimiques) « le présent est la clef du passé », il n'en va pas de même pour toute la paléoécologie — du simple fait de l'évolution du vivant — tout particulièrement au niveau des groupements végétaux et pour trois raisons :

— la structure comme la composition des groupements végétaux actuels sont l'héritage d'un passé récent [1] dominé par l'action de l'homme ;

— le rôle propre de facteurs écologiques non climatiques passés est difficile à cerner (il suffit pour s'en convaincre de se remémorer la démonstration d'Iversen (1954) concernant le rôle du caractère brut des sols du Tardiglaciaire dans la genèse du mélange d'espèces dont les exigences thermiques sont actuellement très dissemblables) ;

— toutes les réalités historiques de la compétition ne peuvent pas être appréciées à travers le seul état actuel de la végétation car la compétition dépend pour chaque espèce des compétiteurs auxquels elle est confrontée et toutes les combinaisons du passé n'existent plus aujourd'hui. C'est ainsi que l'individualité relative des épisodes tempérés du Quaternaire doit peut-être autant à cette réalité historique chaque fois unique que représente la liste des compétiteurs qu'à des différences climatiques.

Avant d'utiliser toute référence actuelle, le pollenanalyste se doit donc d'abord de ruiner tous les arguments qui, dans chaque cas, peuvent s'opposer à un tel recours.

Toutes ces restrictions ne lui interdisent pourtant pas, s'il est instruit de l'écologie des végétaux actuels, de réhabiliter sa démarche paléoclimatique en mettant à profit, par la détermination fine de son matériel, deux approches exigeantes :

— accéder à la détermination d'éléments caractéristiques de groupement végétal ou de bioclimat précis même s'il s'agit de pollens très rares (exemples des *Microtropis* de J. P. Suc, 1973 et des *Cuscuta* de M. Reille, 1975) ;

— parvenir à reconstituer au moins l'ossature de groupes significatifs d'une écologie, donc d'un bioclimat précis (exemple de la chênaie du Boréal des Alpes durançiennes dont le caractère subméditerranéen s'appuie chez J.-L. de Beaulieu (1977) sur la détermination de rares *Viburnum lantana* et *Pistacia cf. therebenthus*).

Ces démarches s'apparentent évidemment à la démarche floristique qualitative, mais elles s'en démarquent par le poids considérable représenté par le spectre, du moins dans la mesure où celui-ci

1. Il suffirait de citer ici trois groupements fondamentaux à l'échelle de grandes régions européennes : le *Querceto-alnetum sphagnosetum* de la Suisse centrale ne remonte qu'au Moyen-Âge, le *Quercetum pubescentis* de Moravie n'est reconnaissable qu'après le Hallstadt, le *Quercetum illicis galloprovinciale* n'est pas antérieur au Subboréal en Provence.

Source : MNHN, Paris

manifeste une répétitivité suffisante dans le temps pour que soit exclue l'hypothèse d'un assemblage plus ou moins fortuit.

Il en résulte d'ailleurs que toute profonde modification du spectre d'un état stable à un autre état stable a toutes chances de correspondre, au moins pour partie, à une modification climatique : tout événement susceptible d'induire une *variation coordonnée* de l'importance relative de la représentation d'un grand nombre de végétaux, même s'il n'est pas essentiellement climatique (orogénie, transgression, régression), n'en comporte pas moins forcément un aspect climatique important.

Le raisonnement est évidemment d'autant plus fondé que l'échelle des temps est plus étalée : sont ainsi fondées, malgré les écueils que la biologie, la botanique et l'écologie peuvent révéler, et dont un rapide inventaire vient d'être esquissé, les interprétations en termes généraux de modifications climatiques globales, familières au palynologue qui, au cours des longs intervalles de temps que sont les périodes géologiques, rencontre des changements importants et durables dans les spectres. Ces types d'interprétation climatique sont à suffisance brillamment illustrés par plusieurs communications à ce Colloque.

Il reste évidemment que, dans tous les cas, c'est la détermination aussi précise que possible du plus grand nombre possible de pollens dans de longues séquences continues de niveaux qui fonde, en analyse pollinique, la démarche paléoclimatique la plus ambitieuse.

Au total, dans la mesure où il ne se cache pas les faiblesses de sa démarche paléoclimatique, dans la mesure, en particulier, où il s'astreint à démontrer, dans chaque cas, l'inanité de la suspicion légitime qu'il a le devoir de faire systématiquement peser sur toute référence au présent, le palynologue peut acquérir, au trois niveaux de sa démarche, des renseignements climatiques précis au regard de l'échelle des temps utilisée et relativement sûrs, moyennant une prise en compte qualitative aussi serrée que possible d'un matériel abondant.

Par ailleurs, la connaissance du passé qu'elle révèle éclaire souvent les relations actuelles entre végétation et climat, entretenant ainsi une sorte de dialectique dont s'enrichissent mutuellement nos connaissances de l'actuel et du passé. Finalement, si « en fait c'est seulement grâce aux progrès considérables acquis en palynologie du Quaternaire que la paléoécologie a pu devenir une science indépendante » (Krasilov, 1975), les mérites de la palynologie sont certainement du même ordre au niveau de la paléoclimatologie en général.

BIBLIOGRAPHIE

Beaulieu, J.-L. de (1977). — Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 29 fig., 39 diag. h.t.

Birks, H. J. B., R. G. West (1973). — Quaternary Plant Ecology. 14th Symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28-30 March 1972. Blackwell Scientific Publications, 326 p.

Iversen, J. (1944). — *Viscum*, *Hedera*, and *Ilex* as climate indicators. *Geol. fören. Stockh. förh.*, 69 : 463-483.

Iversen, J. (1954). — The late-glacial flora of Danmark and its relation to climate and soil. *Dan. geol. unders.* 2 rk., 80 : 87-119.

Krasilov, V. A. (1975). — Paleoecology of terrestrial plants. Basic prineiples and techniques. John Wiley and Sons, N.Y., 283 p.

Lemee, G. (1967). — Traité de biogéographie. Masson édit. Paris, 358 p.

Reille, M. (1975). — Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 206 p., 44 diag. et 5 pl. h.t.

Suc, J.-P. (1973), — Étude palynologique des marnes de Celleneuve (Pléistocène inférieur), Hérault. *Bull. A.F.E.Q.*, 34 : 13-24, 2 fig., 1 tabl., 1 pl., 1 dpl. h.t.

Triat-Laval, H. (1978). — Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 343 p., 34 fig., 5 tabl., 29 diag. h.t.

PALEOCLIMATIC RECONSTRUCTION OF THE LAST 15.000 YEARS IN SUBANTARCTIC AND TEMPERATE REGIONS OF ARGENTINA

PAR

Vera MARKGRAF *

Summary. — Palynologic investigation of sediments from previously glaciated regions in subantarctic latitudes (Tierra del Fuego, 52° S) and temperate latitudes (Rio Negro Province, 42° S) were collected in 1973 and 1975 with the financial support of the French Atomic Energy Commission, during my affiliation with the Centre des Faibles Radioactivités, Gif-sur-Yvette, France. The aim of the research was to shed light on the contemporancity of paleoclimatic changes in corresponding latitudes in both hemispheres, which then would lead to better understanding of the causes of climatic changes. Two dated sections from Tierra del Fuego revealed as the major paleoenvironmental event occurring during the last 15,000 years the transition from grassland to *Nothofagus* parkland taking place at 8500 B.P. and not as hitherto believed at 12,000 B.P. Local immigration delays can be excluded to explain the late forest expansion, as *Nothofagus* and *Podocarpus* pollen is present during all the older stages, thereby suggesting that Tierra del Fuego acted as a glacial refugium for those trees. A lack of moisture can be excluded as a cause for the delay, for prior to 8500 B.P. extremely high values for sedges suggest optimal peat growth conditions, a direct response to high moisture availability. If the insolation deficit, calculated for the period between 20,000 and 10,000 B.P. for the southern hemisphere was directly responsible for such terrestrial temperature delay then also lower latitudes should reflect such patterns of delayed temperature changes. However, the pollen profile from the temperate region shows the corresponding succession from steppe to *Nothofagus* forest occurred at 11,500 B.P. Also here a moist phase precedes this forest expansion, again suggesting that it is a temperature phenomenon. This climatic succession which in high southern latitudes lags behind in temperate latitudes by one phase indicates that the insolation model at this level of detailed paleoclimatic information is too simplistic to account for terrestrial temperature changes. Weather data analysis of temperature and precipitation (Pittock, in preparation) of southern South America stations suggests another approach to interpret climatic changes. The weather data analysis shows principal temperature and precipitation patterns and their correlation with the major pressure anomalies and indicates that at different latitudes opposing climatic trends exist. Such opposition is exactly the picture emerging from the pollen diagrams, not only for the above mentioned period of the principal temperature change at the end of the last glaciation, but also during the more recent phases. Whereas in the temperate region a more arid phase (suggested by increased steppe and decreased *Nothofagus* pollen influx values) is recorded between 7000 and 6000 B.P., in the subantarctic region such increased aridity does not show before 6000 B.P. In addition to this latitudinal opposition of climatic and paleoclimatic trends, an opposition is suggested by the comparison of palynologic and glaciologic data between both sides of the Andes, the western, Chilean slope and the eastern, Argentine slope.

1. — INTRODUCTION

Climate variability and its possible causes are of critical concern now that man is forced to exploit even the most marginal environments. It is just these marginal environments that are the most

* Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona 87521, U.S.A.

sensitive to climatic changes ; consequently, they cause the biggest problems for man. The understanding of climatic variability would thus allow predictions as to their extent and frequency and, perhaps, enable man to take preventative measures.

One approach to understanding the nature of climatic variability is to establish the interrelationships among the various atmospheric and biogeospheric components of global climatic patterns. This, however, is an extremely complex problem when it is based on large-scale modeling (see, e.g., GATES 1976*a*, 1976*b* ; FLOHN 1974). A major drawback in the modeling approach is the fact that it is based on a set of relatively short-range observational data, and thus, may not yield sufficient information to determine long-term climatic changes overlying the short-term changes. To study long-term climatic variability, the use of paleoclimatic proxy data can serve to verify the accuracy of the climatic models (Nat. Acad. Sci. : *Understanding Climatic Change*, 1975).

Analysis of global climatologic patterns of the more recent past reveals the interconnection between hemispheres ; this is especially evident in pressure and temperature patterns (LAMB, 1972 ; KIDSON, 1975 ; SANCHEZ, 1974 ; PITTOCK *et al.*, 1978). However, due to geographic differences in the distribution of land, ocean and ice in both hemispheres, differences in the heat budget arise. The evaluation of the importance of these differences and their influence on respective climatic variables is essential to the understanding of global climatic variability.

One way to approach the question of global climatic variability lies in the analysis of the degree of synchronization of climatic changes in both hemispheres. Recent evidence derived from the comparison of climatic and paleoclimatic data from both hemispheres seems to indicate time lags of different duration and direction depending on the time scale analyzed (e.g., ANGELL and KORSHOVER, 1977 ; DAMON and KUNEN, 1976 ; HAYS, IMBRIE and SHACKLETON, 1976 ; MARKGRAF, 1980 ; LORIUS et al., 1979). Future studies will center on the initiation of the time-lag effects encountered, which then may shed light on the trigger and feedback mechanisms that cause global climatic anomalies (HAYS et al., 1976 ; MARKGRAF, 1980).

In the Southern Hemisphere, however, the basic data for such analyses of climate and climate variability remain scanty, despite recent efforts (e.g., PITTOCK et al., 1978). Equally scanty are continental proxy-data chronologies which could provide the needed control of the patterns of climatic changes across a longer time scale.

Southern South America seems especially promising as a source of critical paleoclimatic information due to its geogeaphic and orogeaphic characteristics. Of all land masses in the Southern Hemisphere, it lies closest to Antarctica, separated from it by only 7° latitude. Thus, paleoclimatic records from Tierra del Fuego should directly reflect changes in the Antarctic sea ice extension, which in itself seems to be a major triggering mechanism for climatic changes (FLETCHER, 1972). The strong west-east precipitation gradient caused by the Andes should provide sensitive paleoclimatic records of precipitation fluctuations. An equally strong signal can be expected from sites near the northern or southern borders of the Westerlies, the mid-latitude low pressure belt. Because of glaciers and traces of Pleistocene glaciation (FLINT, 1969 ; MERCER, 1976) and upper timberline features (MARKGRAF, 1974), the high elevations of the Andes should provide temperature chronologies.

The time interval for which continuous continental proxy data are most readily available extends through the last 20,000 years. This period also covers the most recent major climatic change from glacial to interglacial conditions which represents the climatic extremes global climate underwent several times during the last few million years. One of the most sensitive continental indicators of climatic changes is vegetation, especially in transition zones between different vegetation types (ecotones). Along the east slope of the Andes the location of ecotones is especially advantageous in this respect, due to the steep climatic and ecologic gradient which results in a rapid succession of vegetation types across a short elevational and horizontal distance (Figs. 1*a*, 1*b*).

The principal tool for tracing present and past vegetation and vegetation shifts is pollen analysis. Once pollen assemblages are calibrated in terms of the vegetation they represent (on a local and/or regional scale), fossil pollen assemblages can be interpreted as distinctive vegetation types. One major advantage in the calibration of present-day pollen assemblages as distinct vegetation types in southern South America is the fact that there was relatively little and only very recent human impact on the

Source : MNHN, Paris

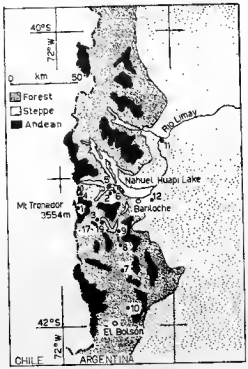


Fig. 1a. — Map of Northern Patagonia showing vegetation zones. Site No. 9 is Mallín Book (Fig. 4).

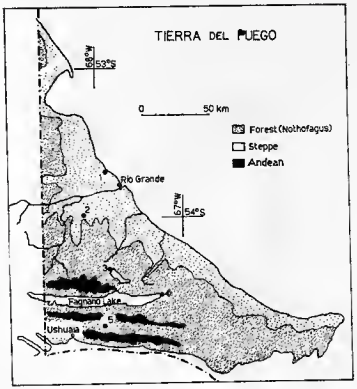


Fig. 1b. — Map of Tierra del Fuego showing vegetation zones. Site No. 1 is La Misión (Fig. 3.).

Source : MNHN, Paris

vegetation. Thus, for most of the regions under consideration, present-day data will be directly applicable to fossil data.

One problem, however, concerning paleoclimatic interpretation of pollen profiles in southern South America is the fact that there is extremely little information on ecologic and climatic amplitudes of the respective plant taxa or vegetation types (exceptions : Eskuche, 1973 ; McQueen, 1976 ; Weinberger, 1973, 1974). For this reason, a detailed paleoclimatic interprétation based on the presence of specific taxa is difficult and the major vegetation borders with their past shifts seem the only justifiable approach to interpret past climates. There exists for these major ecotones a general idea as to their significance in climatic terms. Thus, the steppe-*Nothofagus* forest border at latitude 40° and 50° S (see Fig. 1a) parallels the isohyet of ca. 300 to 400 mm, and the transition between the evergreen *N. dombeyi* and deciduous *N. pumilio* forest zone that of ca. 500 mm. The upper timberline of *N. pumilio* and *N. aatarctica* reflects precipitation to a lesser degree. It is mainly determined by mean summer temperatures (McQueen, 1976).

But despite the fact that climatic patterns deduced from pollen profiles can be defined only in gross qualitative or semi-quantitative terms, the results obtained so far represent sufficient critical data to further the understanding of major climatic changes and to allow discussion of more general features of regional climatic patterns. This is mainly due to the recent effort made in numerical climate data analysis of southern South America. Applying factor analysis to the precipitation and temperature records of the last 30 years, a synoptic pattern of the three dominant climate anomalies across the 30° latitude of southern South America has emerged (B. Pittock, pers. comm.). The first three eigenvectors, which account for 40 % of the variance in the case of precipitation, were found to be related to variability in such general Southern Hemisphere circulation features as the Southern Oscillation, the Circumpolar Vortex, and the Subtropical High Pressure Belt. The correlation of the latter parameter, expressed as deviation from its latitudinal mean position over the eastern South Pacific with mean precipitation has been discussed for Australia by Pittock (1971, 1978).

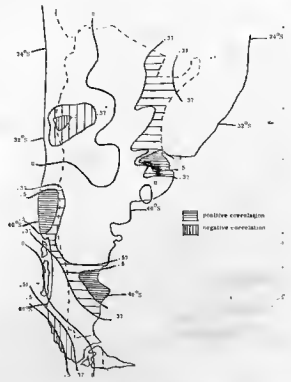


Fig. 2.

A graph of the correlation coefficient for South America based on preliminary results analyzed by B. Pittock is shown in Figure 2. The most remarkable feature shown by the map, which is also characteristic for the other eigenvectors identified and correlated with circulation anomalies, is the zonality of the respective patterns. This suggests that between different latitudinal zones, geographically different for each eigenvector, inverse relationships exist with respect to precipitation and temperature regimes. Such opposition of climatic trends actually has been found when comparing paleoclimatic chronologies from different latitudes (MARKGRAF, 1979) and will be discussed later.

A general conclusion that can be drawn when comparing the existing paleoclimatic chronologies with these synoptic climate maps is the inadequacy of the grid of paleoclimatic records in Southern South America, even considering merely the first three dominant climate anomalies. These maps also permit identification of those geographic zones that are especially sensitive for specific climate parameters.

2. — PALEOCLIMATIC RECONSTRUCTION OF SOUTHERN SOUTH AMERICA

Paleoclimatic information from southern South America obtained from tree-rings (LAMARCHE, 1978), glaciologic studies (MERCER, 1976), and pollen analysis (AUER, 1958, 1970, 1974; HEUSSER, 1966, 1972, 1974; D'ANTONI, 1978; MARKGRAF, 1979, 1980) provide a frame which emphasizes how empty the picture still is, with regard to coverage in time and space. Our own contributions to the paleoclimatic reconstruction of southern South America in Argentina are, first, some basic preparatory tasks as the compilation of a reference pollen collection and regional pollen flora (MARKGRAF and D'ANTONI, 1978) and, second, the calibration of the present vegetation in terms of present pollen assemblages (D'ANTONI and MARKGRAF, 1978; MARKGRAF, D'ANTONI and AGER, in press). This latter study proved of great importance in the zones where paleoecologic research was planned in Argentina. The zones were chosen because of their unique vegetation zones in floristic terms, and also because of the previously mentioned lack of phytoecologic information.

In the case of the temperate forest zone, the differentiation between *Nothofagus* pollen types was the prerequisite for the identification of the forest types and of the forest-steppe boundary.

Paleoclimatic chronologies in Argentina were analyzed from the following regions : A. Tierra del Fuego (Latitude 52º S) ; B. subantarctic temperate forest region (latitude 40º to 45º S).

A. *Tierra del Fuego.* For Tierra del Fuego, as well as for the temperate region (Fig. 1b), similar vegetation zones along precipitation gradients ranging from rainforest in the south to deciduous *Nothofagus* forest along the slopes of the Andes, to steppe on the North provide the basis for palynologic research. The earliest paleoclimatic reconstruction of the high southern latitudes, which includes pollen analysis, dates to 1929 when VON POST, the " father of pollen analysis ", published a pollen profile from Tierra del Fuego, presumably to prove that pollen analysis had global application. Following in his steps through the years 1930 to 1950, AUER established a comprehensive Quaternary chronology for what he called Fuego-Patagonia, dealing with the history of sea-level changes, vegetation, and climate (AUER, 1958, 1970, 1974). The dating of the events were based on sea-level comparison between Tierra del Fuego and Scandinavia and ash-layer stratigraphy (tephrachronology). AUER's chronology remained unsubstantiated until recently when some of the sequences were C-14 dated (Isla Clarence, AUER, 1974) and the principal profile, La Misión, along with several others in Tierra del Fuego were recored and redated (MARKGRAF, 1978).

All these sequences reveal the interesting fact that the transition from a depauperate to a rich herb grassland occurs at 11,500 B.P. and that forest expansion at these high southern latitudes did not begin before 8500 B.P. This is true whether the site location is in the present rainforest region of southern Tierra del Fuego (Isla Clarence), in the present steppe-forest transition on the north slope of the Andes (Lago Yehuin), or in the steppe environment north of the Andes (La Misión). As pollen data indicate (Fig. 3), neither delayed immigration nor lack of moisture could explain this late forest expansion, leaving temperature as a possible cause. Temperature is interpreted as being too low to allow forest expansion until 8 500 B.P. Such a temperature time-lag of at least 2000 years between

Source : MNHN, Paris

the Northern and Southern Hemispheres has been suggested recently in an analysis of ocean cores from the high southern latitudes (Hays et al., 1976) to verify the theory of Milankovitch of orbital parameters initiating climatic changes. Their conclusion that the Southern Hemisphere temperature response to postglacial warming precedes that of the Northern Hemisphere, a conclusion which was also reached by Loaius et al. (1979) based on their somewhat doubtful dating of an Antarctic ice core seems to be contradicted by my data. This, however, may be only a question of time resolution in the first case, and curve fitting in the second.

As the ocean core chronologies extend over 500,000 years, including four major glacial-interglacial cycles, the origin of the time-lag does not necessarily have to be in the same hemisphere as during the last 20,000 years. Assuming that orbital parameters could directly influence regional climatic patterns, the insolation curve calculated by Vernekar (1972) does show a deficit in the South as opposed to a positive balance in the Northern Hemisphere between 20,000 and 10,000 years ago, which would support my data. However, the mechanism by which orbital parameters act upon the atmospheric system, " the missing link " as Kukla (1975) named it, are still under discussion. Whereas Shackleton and Opdyke (1973) and Hays et al. (1976) hold such insolation minima directly responsible for inducing ice growth, difficulties exist to envisage the thermodynamic aspect (Berger, 1978 : Ruddiman and McIntyre, 1979) and such relation has most recently been rejected on the basis of lack of a linear relationship between global climates and orbital variation (Kominz and Pisias, 1979).

The paleoclimatic history during the recent 8 000 years of the record of the high southern latitudes suggests a major climatic change to drier conditions between 6 000 and 5 000 B.P. This is indicated by a succession from rainforest to open, mesic forest (Isla Clarence), to steppe dominance in the forest-steppe transition (Lago Yehuin), and to sea-level regression (La Misión). The most recent aridity recorded from the east coast of Tierra del Fuego (La Misión), visible today in the dying off of forest areas along the east coast, seems not to have been sufficiently strong to be recorded in the transition zone or in the rainforest chronology in the Isla Clarence.

B. *Subantarctic temperature forest (40° to 45° S lat.).* Aside from the early work of Auer on the east slope of the Andes, only Heusser's (1966, 1972, 1974) pollen profiles from the western slope of the Andes in Chile (mainly from latitude 42° S), and Mercer's (1976) glaciologic chronology in Chile (latitude 40° and 49° S) revealed long-term climatic changes for the temperate mid-latitudes. My paleoclimatic results from the eastern slope of the Andes confirm the timing of the principal paleoclimatic events over the last 15,000 years, but show differences in the trends. Using the results of the climate data analysis computed by B. Pittock (pers. comm. 1978), it was possible, however, to understand these differences as reflections of the general climatic regime.

Concerning the last 15,000 years, data from a core taken from the edge of a lake filling a formerly glaciated valley (Mallin Book, Fig. 4 ; no. 9 in Fig. 1a) confirm Mercer's assumption of a rapid and early deglaciation at those latitudes. By at least 14,000 B.P., the glacier had uncovered the lateral slopes by shrinking from a maximum elevation at 1 300 m it had reached during the last glaciation (Flint, 1969) down to 800 m elevation. The treeless steppe recorded for that interval was followed at 13,000 B.P. by the beginning expansion of *Nothofagus dombeyi* forest. This forest, however, remained open until 11,500 B.P. when a dense forest, characteristic for the site today, became established. This slow succession, interrupted by short-term oscillations, from an open to a dense forest over about 3000 years was also recorded by Heusser (1966) in Chile. With all the components of the vegetation present, this slow succession cannot be a purely biotic phenomenon, but presumably reflects a climatic phenomenon such as the temperature remaining too low for forest expansion. Slow succession is also suggested by pollen influx numbers remaining extremely low until ca. 11,500 years ago. Interestingly, however, only at 8500 B.P. the other *Nothofagus* species, *N. pumilio* and *N. antarctica* occur in the diagram, suggesting that only at that time the elevational zonation of *Nothofagus* belts characteristic for today could establish.

In comparing postglacial paleoclimatic sequences across the Andes, a contemporaneity of climatic changes seems indicated, but with opposed trends. Although Heusser records temperature decrease and moisture increase between 6500 and 4500 B.P., and Mercer dates glacial advances culminating between 4600 and 4200 B.P., on the eastern slope of the Andes increased dryness is suggested

Source : MNHN, Paris

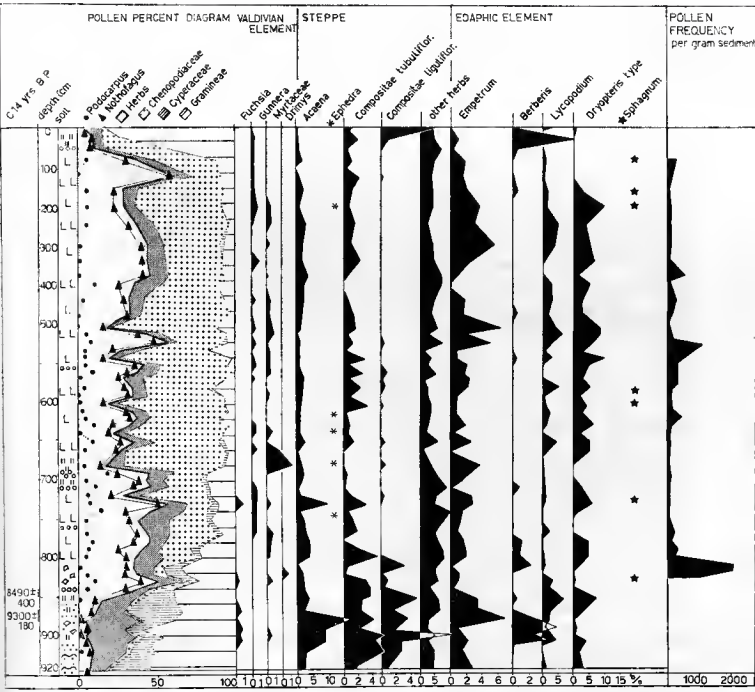


FIG. 3. — Pollen profile « La Misión », Tierra del Fuego (MARKGRAF, 1980).

Source : MNHN, Paris

at 6500 B.P. and between 5000 and 4500 B.P. (Fig. 4). This apparent contradiction can be interpreted by consulting the present-day climate-data analysis (see Fig. 2 and explanation in text). In addition to the zonality patterns established by the first three eigenvectors resulting in opposed precipitation and temperature trends in different latitudes, a strong correlation between cool-moist conditions on the west side of the Andes with warm-dry conditions on the east side at about 40° S latitude was suggested. To explain the mechanism leading to such opposition, certain feedback mechanisms can be postulated such as increased moisture on the west slope which would induce glacier growth, successively reducing the " overspill " of moisture across the Andes resulting in a steeper precipitation gradient than that of today and steppe expansion on cost of the retreating forest.

3. — Conclusions

By interpreting past shifts in vegetation to reconstruct past climatic fluctuations across wide distances, it is essential that the same ecologic parameters are being dealt with, as in the case of southern South America steppe/forest boundary. Thus, it is not astonishing that in our study the past vegetational successions are the same across the 10° latitudes under consideration. The interesting point, however, is that the succession in high southern latitudes is lagging behind by one phase the succession in temperate latitudes, the major shifts being dated to occur at 11500 and 8500 B.P. This climatic lag could be due to latitudinal shifts in the major climatic patterns resulting in inverse precipitation and temperature patterns at different latitudes. Such an inverse relationship actually has been documented in present weather data analysis allowing to understand the complex and at first glance contradicting picture emerging from the pollen data. This result emphasizes the need for understanding of present regional climatic patterns before past climatic changes can be correctly interpreted from the data available.

BIBLIOGRAPHIE

Angell, J. K. and J. Korshover, (1977). — Estimate of the global change in temperature, surface to 100 mb., between 1958 and 1975. *Monthly Weather Review* 105 : 375.

Auer, V., (1958). — The Pleistocene of Fuego-Patagonia part II : The history of the flora and vegetation. *Acta Geograph.* 5. 239 pp.

—, (1970). — The Pleistocene of Fuego-Patagonia part V : Quaternary problems of southern South America. *Ann. Acad. Sci. Fenn.* AIII, 5 : 1-194.

—, (1974). — The isorhythmicity subsequent to the Fuego-Patagonian and Fennoscandian ocean level transgressions and regressions of the latest glaciation. *Ann. Acad. Sci. Fenn.* 115 : 1-88.

Berger, Andre L., (1978). — Long-term variations of caloric insolation resulting from the earth's orbital elements. *Quaternary Research* 9 : 139-167.

Damon, P. E. and S. M. Kunen, (1976). — Global cooling ? *Science* 193 : 447-453.

D'Antoni, H. L., (1978). — Los Ultimos 30,000 años en el sur de Mendoza (Argentina). Proc. III Coll. Paleobot. Palyn., Mexico City.

D'Antoni, H. L., and V. Markgraf, (1978). — Dispersión del pólen actual en Argentina en relación con la vegetación. Proc. III Coll. Paleobot. Palyn., Mexico City.

Eskuche, Ulrich, (1973). — Estudios fitosociologicos en el norte de Patagonia. *Phytocoenalogia* 1 (1) : 64-113.

Fletcher, J. O., (1972). — Ice on the ocean and world climate. Beneficial modifications of the marine environment. Nat. Acad. Sci. Symp., Washington, D.C., p. 1-116.

Flint, R. F., (1969). — Glacial drift in the eastern Argentina Andes between latitude 40°10' and 43°10' S. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 80 : 1043-1055.

Source : MNHN, Paris

FLOHN, H., (1974). — Background of a geophysical model of the initiation of the next glaciation. *Quaternary Research* 4 : 385-404.

GATES, W. L., (1976a). — Modeling the ice-age climate. *Science* 191 : 1138-1144.

—, (1976b). — An essay on climate dynamics. *Bull. Amer. Meteorol. Soc.* 57 : 542-547.

HAYS, J. D., J. IMBRIE and N. J. SHACKLETON, (1976). — Variations in the earth's orbit : pacemaker of the ice ages. *Science* 194 : 1121-1132.

HEUSSER, C. J., (1966). — Polar hemisphere correlation : palynological evidence from Chile and the Pacific northwest of America. In : World Climate from 8000 to 0 B.C., Roy. Meteorol. Soc. Proc. Intern. Symp., p. 124-141.

—, (1972). — An additional postglacial pollen diagram from Patagonia Occidental. *Pollen et Spores* 14 : 157-167.

—, (1974). — Vegetation and climate of the southern Chilean lake district during and since the last interglaciation. *Quaternary Research* 4 : 290-315.

KIDSON, Y. W., (1975). — Tropical eigenvector analysis and the S. Oscillation. *Monthly Weather Review* 103 : 187-196.

KOMINZ, MICHELLE A. and NICKLAS G. PISIAS, (1979). — Pleistocene climate : deterministic or stochastic ? *Science* 204 : 171-173.

KUKLA, G. J., (1975). — Missing link between Milankovitch and climate. *Nature* 253 (5493) : 600-603.

LAMARCHE, V. C. JR., (1978). — Tree-ring evidence of past climatic variability. *Nature* 276 (5686) : 334-338.

LAMB, H. H., (1972). — Climate : present, past and future. Methuen. 613 pp.

LORIUS, C., L. MERLIVAT, J. JOUZEL and M. POURCHET, (1979). — A 30,000-yr isotope climatic record from Antarctic ice. *Nature* 208 : 644-648.

MARKGRAF, V., (1974). — Paleoclimatic evidence derived from timberline fluctuations. Coll. Internat. du Centre Nat. de la Recherche Scientifique, No. 219 : 67-77.

—, (1979). — Climate and history in southern South America. Climate and History Conference, Norwich, 1979, p. 86-87. Abstract.

—, (1980). — New data on the late- and postglacial vegetational history of La Misión, Tierra del Fuego, Argentina. IV Internat. Palynol. Conf., Lucknow, India, 1980 in press.

MARKGRAF, V. and H. L. D'ANTONI, (1978). — Pollen flora of Argentina. Univ. of Arizona Press, Tucson. 208 pp.

MARKGRAF, V., H. L. D'ANTONI and T. A. AGER. — Present pollen dispersal in Argentina. Palynology, in press.

McQUEEN, D. R., (1976). — The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America. *Tuatara* 22 (1) : 36-68.

MERCER, J. H., (1976). — Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research* 6 : 125-166

—, (1977). — The Antarctic and South America. X INQUA Congress, Volume of Abstracts, Birmingham, p. 129.

NATIONAL ACADEMY OF SCIENCE, U.S., (1975). — Understanding climatic change, a report for action.

PITTOCK, A. B., (1971). — Rainfall and the general circulation. Internat. Conf. on Weather Modification Proc. Canberra, p. 330-338.

—, (1978). — Patterns of variability in relation to the general circulation. In : A. B. Pittock et al. (eds.), Climatic change and variability. Cambridge Univ. Press, p. 167-179.

PITTOCK, A. B., L. A. FRAKES, D. JENSSEN, Y. A. PETERSON and J. W. ZILLMAN (eds.), (1978). — Climatic change and variability. Cambridge Univ. Press. 455 pp.

RUDDIMAN, W. F. and A. MCINTYRE, (1979). — Warmth of the subpolar North Atlantic Ocean during Northern Hemisphere ice-sheet growth. *Science* 204 : 173-175.

SANCHEZ, F. S. and J. E. KUTZBACH, (1974). — Climate of the American tropics and subtropics in the 1960's and possible comparisons with climatic variations of the last millenium. *Quaternary Research* 4 : 128-135.

SHACKLETON, N. J. and N. D. OPDYKE, (1973). — Oxygen isotope and paleomagnetic stratigraphy of equatorial Pacific core V28-238 : oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 10^5 year and 10^6 year scale. *Quaternary Research* 3 : 39-55.

Source : MNHN, Paris

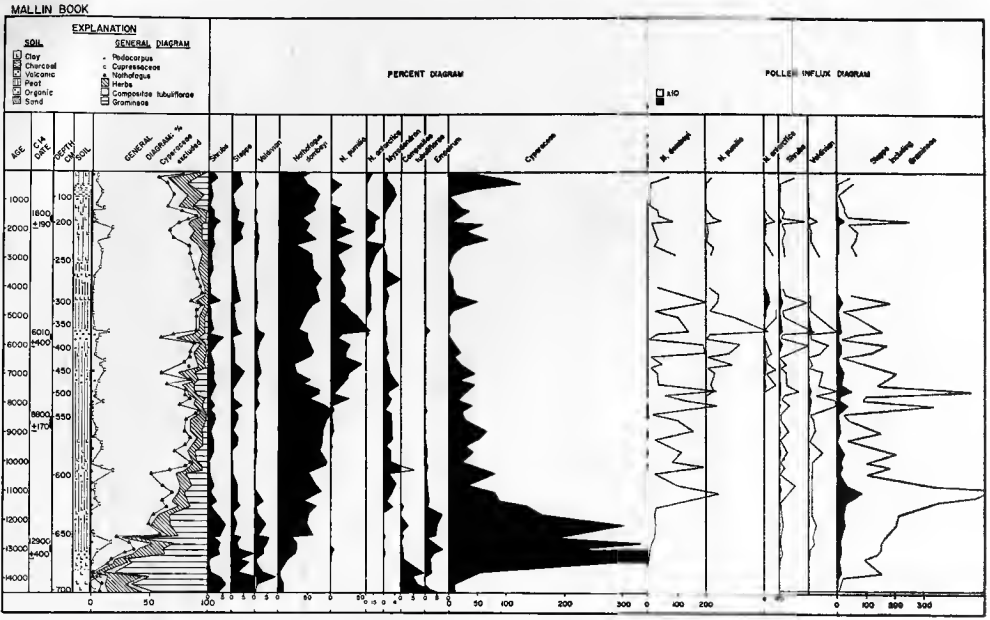


FIG. 4. — Pollen profile Mallin Book, 42°S, Temperate region of South America.

Source MNHN, Paris

VERNEKAR, A. D., (1972). — Long-period global variations of incoming solar radiation. *Meteorol. Mongro.* 12 (34) : 21 pp.

WEINBERGER, VON P., (1973). — The regeneration of the Araucano-patagonic *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions. *Flora*, Bd. 162 : 157-179.

WEINBERGER, VON P., (1974). — Distribution and water relationships of Araucano-patagonic Proteaceae in relation to microclimatic conditions. *Flora*, Bd. 163 : 251-264.

Source : MNHN, Paris

ANALYSE POLLINIQUE DES SÉDIMENTS NÉOLITHIQUES DE LA GROTTE DE KITSOS (LAVRION — GRÈCE)

PAR

Josette RENAULT-MISKOVSKY *

Résumé. — L'analyse pollinique des sédiments néolithiques de la grotte de Kitsos a fourni des résultats intéressants, à la fois paléobotaniques, paléoclimatiques et palethnographiques. Les diagrammes particulièrement homogènes permettent de penser que, durant plus de 1 000 ans, le paysage entourant la grotte a été découvert ; cela peut être le fait d'un climat chaud et sec, mais la présence des Céréales et celle des ossements d'animaux domestiqués n'excluent pas l'idée d'un déboisement anthropique.

Summary. — Palynologic study of neolithic deposits of Kitsos cave has given interesting palaeobotanic, palaeoclimatic and palaeoethnologic results. Especially homogeneous diagrams allow to think that during more than 1 000 years, the landscape around cave was barren, perhaps owing to a warm and dry climate, but occurrence of crops and bones of domesticated animals does not exclude the hypothesis of anthropic deforestation.

I. — INTRODUCTION

La grotte de Kitsos s'ouvre dans le Micro-Ripari, au sommet des marbres supérieurs de la série d'Athènes, à 50 km au sud de la Capitale.

L'équipe pluridisciplinaire mise en place dès 1968 dans la grotte par Nicole LAMBERT, a permis de réaliser des fouilles intéressantes dans différents points du gisement en mettant à jour des stratigraphies recoupant la période néolithique, mais aussi d'amorcer une étude du Paléolithique de l'Attique, en ouvrant un sondage dans un abri à l'extérieur de la grotte. Plusieurs rapports importants sur l'état des fouilles franco-helléniques furent publiés successivement de 1971 à 1974 (LAMBERT N., 1971, 1972, 1973, 1974). Nous ne présenterons ici en détail que les résultats concernant la période néolithique.

A. — PRÉLÈVEMENTS

A l'intérieur du gisement, les prélèvements ont été effectués dans deux secteurs.

a) *Dans le sondage 1, dans le carré* $B^1\ C_{10}$, *près de l'entrée de la grotte.*

La série des échantillons relevée dans ce sondage recoupe toute la stratigraphie néolithique mise en évidence dans le site : Néolithique récent et Néolithique moyen, c'est-à-dire l'ensemble des

* Laboratoire de Stratigraphie, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05, et L.A. 184 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie humaine, 1, rue René Panhard, 75013 Paris.

Source : MNHN, Paris

couches 2, 3 et 4. L'échantillonnage a été réalisé en général tous les 2 à 5 cm suivant la nature du sédiment et les difficultés locales de prélèvements.

b) *Dans le sondage 2, dans le carré B_{11} C_7 vers le fond de la grotte.*

Les échantillons ont été prélevés le long de la coupe où l'on retrouve les couches 4a et 4b datées du Néolithique moyen dans le sondage 1, mais aussi plus en profondeur, une couche argileuse 5, séparée des couches sus-jacentes par un encroûtement jaunâtre. Alors que les couches 2 à 4 du sondage 1 et la couche 4 du sondage 2 ont livré des charbons datés au C_{14} entre 2 800 et 4 000 B.C., l'âge de l'argile rougeâtre de la couche 5 a été hypothétiquement évalué par une datation à — 40 000 ans. Compte tenu du hiatus existant entre la base de la couche 4 et le sommet de la couche 5, l'échantillonnage a cependant été réalisé tous les 2 à 5 cm, jusqu'à la dalle rocheuse qui bloque la base des argiles et qui cache encore la suite du remplissage.

B. — Présentation des résultats

La détermination et le comptage des spores et des pollens contenus dans les sédiments des sondages 1 et 2 ont conduit à l'établissement des diagrammes : figures 1 et 2. Notons cependant que l'homogénéité de certains résultats nous a permis de ne traiter parfois qu'un échantillon sur deux et que d'une façon générale, la disproportion des pourcentages des essences arborées par rapport à ceux de certaines familles d'herbacées, nous ont obligés, pour exprimer les résultats, à effectuer des changements d'échelles, annoncés par des figurés en surimpression sur le trait des colonnes verticales. Signalons également que le nombre de taxons arboréens étant peu important, nous avons groupé en une seule colonne à gauche du diagramme, avec l'expression du pourcentage des pollens d'arbres totaux = AP, tous les genres rencontrés (Pin, Bouleau, Chêne de type pédonculé, Tilleul, Aulne, Noisetier, Ephedra et le groupe des taxons très thermophiles et méditerranéens) ; par contre, les genres et les familles d'Herbacées individualisés étant particulièrement nombreux et variés, nous avons consacré une colonne de résultats aux Filicales, aux Graminées et aux différentes Composées.

II. — LA VÉGÉTATION ACTUELLE DE L'ATTIQUE

Avant d'énoncer et de commenter les résultats des analyses polliniques, nous allons faire un rapide inventaire des composantes de la végétation actuelle en Attique.

D'une façon générale, la flore de la Grèce est remarquable par sa richesse et sa variété de genres. Elle est rattachée à la flore méditerranéenne mais par de nombreux taxons, elle est aussi liée à la flore orientale ; elle offre donc un caractère de transition tout à fait intéressant.

La province de l'Attique qui est certainement une des parties les plus sèches de la Grèce, possède tout particulièrement une grande richesse en plantes diverses. La géographie des lieux étant en effet très variée, nous y retrouverons : la végétation des sols de bord de mer, celle des plaines, des collines et des zones montagneuses.

A. — La zone du littoral

Elle comprend d'une part : la zone des dunes à plantes ammophiles et cosmopolites mais aussi à plantes endémiques : (*Silene bipartita* var. *canescens*, *Malcomia flexuosa*, *Brassica tournefortii*, *Verbascum pinnatifidum*, *Centaurea spinosa*, *Statice graeca*, *Allium phalereum*... etc.) et d'autre part la zone des plaines salées plus ou moins marécageuses, souvent inondées, riches en endémiques telles que :

Source : MNHN, Paris

Trifolium nidificum, Lotus lamprocarpus, Tamarix hampeana, Tragopogon longifolius, Iris monophylla, Juncus heldreichianus... etc. Parmi les plantes typiques à la Grèce, citons aussi : *Linum maritimum, Euphorbia pubescens, Lavatera cretica, Mesembrianthemum nudiflorum, Eryngium creticum, Cressa cretica, Cuscuta monogyna, Statice sinuata, Plantago maritima, Atriplex halimus, Phragmites communis, Asphodelus fistulosus, Juncus acutus, Carex hispida*, etc...

B. — La zone de plaine

Elle est actuellement composée de terres cultivées (Oliviers), de friches garnies surtout de chardons et de petites collines sur les flancs desquelles poussent des anémones ; le long des rivières, la ripisylve est garnie de Platanes, de Peupliers blancs, de Saules (*Salix fragilis*), de Myrtes et de Lauriers roses dans le creux des ravins.

C. — La zone des collines

Ce sont les « Xirovounia » ou montagnes sèches. La grotte de Kitsos se situe dans cette zone qui représente la région la plus étendue et, en même temps, la plus riche en plantes endémiques de l'Attique.

a) *Les collines à phryganes* sont couvertes de petits sous-arbrisseaux le plus souvent épineux dans les endroits les plus secs et les plus arides et sur les pentes des basses montagnes. Les constituants, les « Phryganas », sont par exemple : *Poterium spinosum, Genista acanthoclada, Anthyllis hermannie, Euphorbia acanthothamnos, Hypericum empetrifolium, Cistus villosus, C. parviflorus, C. salvifolius, Fumana glutinosa, Erica verticillata, Thymus capitatus, Satureia thymbra, Thymelea hirsuta, Quercus coccifera*, etc...

b) *Le maquis* est la région des arbrisseaux toujours verts : Chêne vert et Chêne kermès, Arbousier, Bruyère arborescente, Myrte, Pin d'Alep, Genévrier de Phénicie et de nombreuses Herbacées telles, les Légumineuses, les Composées, les Labiées et les Liliacées.

D. — La zone des montagnes ou zone des Sapins

Elle est couverte de forêts de Sapins d'Apollon : *Abies apollinis* et de quelques plantes endémiques spécifiques aux montagnes grecques.

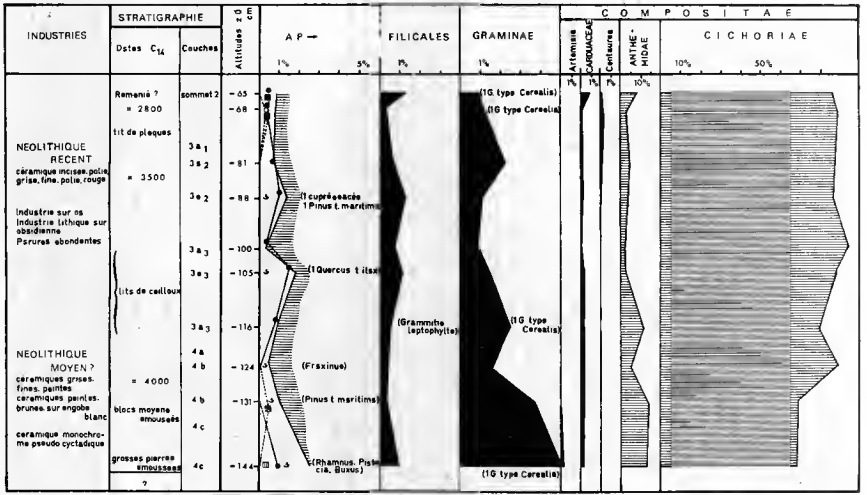
Rappelons que la grotte de Kitsos s'ouvre dans un petit massif de la zone des collines et plus précisément au milieu d'un peuplement végétal à Phryganes.

III. — RÉSULTATS DES ANALYSES POLLINIQUES

A. — Résultats des analyses polliniques dans la coupe du sondage 1 B_1C_{10} (diagramme : Fig. 1)

La coupe du sondage 1, B_1 C_{10} a fait l'objet de 10 analyses polliniques entre l'altitude — 65 cm et — 144 cm. Le pourcentage de pollens d'arbres ne dépasse pas 2,5 % et est presque toujours compris entre 0,5 et 1 %. Le faible couvert forestier est presque uniquement représenté par le Pin. Il s'y associe parfois, le Chêne pédonculé (dans les couches 2 et 4b) et le Bouleau dans la couche 2 qui est peut-être une couche remaniée. Les taxons thermophiles ou méditerranéens sont rares mais presque toujours

Source : MNHN, Paris



KITSOS - Lavrion - (GRECE)

Sondage1 BI C_{10}

Source MNHN, Paris

présents de la couche 3 à la base de la couche 4 ; ce sont *Pinus type maritima*, *Quercus type ilex*, *Fraxinus*, *Rhamnus*, *Pistacia* et *Buxus*). Signalons à la base de la couche 4c, la présence de *Ephedra fragilis*.

Par contre, les herbacées sont nombreuses et variées. Les Composées et principalement les Cichoriées sont dominantes ; elles sont accompagnées par les Graminées parmi lesquelles nous avons pu identifier de la couche 2 à la couche 4, plusieurs pollens de Céréales.

Parmi les autres familles presque régulièrement représentées tout le long de la séquence, citons : les Caryophyllées, les Chénopodiacées, les plantes rudérales (*Plantago*, Urticacées) et enfin des familles qui peuvent entrer dans le cortège des méditerranéennes : Les Cistacées (*Cistus* et *Helianthemum*), les Labiées et les Malvacées. Quelques familles n'apparaissent que sporadiquement : les Borraginées, les Crucifères, les Rubiacées, les Légumineuses et les Liliacées. Les Cypéracées et les fougères sont extrêmement rares. Parmi les Filicales citons la présence à la base de la couche 3, de *Grammitis Leptophylla*, fougère rupicole, calcifuge, souvent orophile, répandue dans de nombreuses contrées, mais recherchant le plus fréquemment les climats à tendance sub-tropicale. Soulignons aussi une certaine fréquence de l'Asphodèle (*Asphodelus type fistulosus*) dans les couches 3 et 4 ; cette Liliacée occupe actuellement les pelouses incultes et sablonneuses le long des littoraux méditerranéens, en Europe méditerranéenne et plus précisément dans le Sud-Est de la France.

D'autres déterminations génériques ou spécifiques permettent de préciser le caractère dénudé et inculte des espaces entourant immédiatement la grotte de Kitsos.

Par exemple à la base de la couche 4, notons la présence de *thalictrum*, mauvaise herbe des prairies basses, et *urtica pilulifera* particulièrement bien adaptée au pied des rochers et dans les décombres, et distribuée principalement en pays méditerranéen. Rappelons enfin la sporadique apparition dans la couche 4 de l'*Ephedra fragilis* actuellement bien réparti dans les zones découvertes des littoraux méditerranéens.

L'ensemble de ce diagramme particulièrement homogène permet donc de penser que pendant la période néolithique et durant plus de 1 000 ans, le paysage entourant la grotte de Kitsos a été identiquement découvert. Seuls quelques bouquets de Pins et de plantes ligneuses méditerranéennes semblent émerger au milieu d'une vaste prairie d'herbacées, où les cichoriées et les mauvaises herbes prédominent. Ce paysage déboisé peut être le fait d'un climat assez chaud et sec, certainement plus sec que l'actuel, mais il n'est pas exclu de songer aussi à une action anthropique. La présence des Céréales et l'abondance des ossements de chèvres et de porcs dans les mêmes sédiments, expliqueraient en effet très bien un déboisement intensif et volontaire par l'homme en vue de l'élevage et de la culture. Les deux hypothèses ne s'opposent pas.

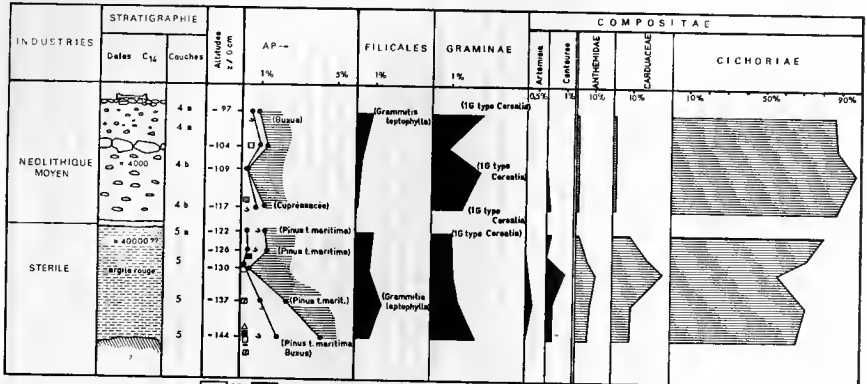
B. — Résultats des analyses polliniques dans la coupe du sondage 2, $B_{11}C_7$ (diagramme : Fig. 2)

Cette coupe, nous l'avons vu, est constituée de deux ensembles stratigraphiques très différents. Nous retrouvons d'une part les couches cendreuses grises à cailloutis de la couche 4, telles que nous les avons déjà rencontrées dans le sondage 1, dans la séquence datée du Néolithique moyen. Mais la couche 5, stérile, déposée sous un encroûtement jaunâtre et constituée par une épaisse masse argileuse rougeâtre, semble appartenir à un tout autre ensemble.

1) *Analyse pollinique de la couche 4*

Les résultats des analyses polliniques effectuées dans les sédiments de la couche 4 sont tout à fait identiques à ceux que nous avons obtenus pour l'analyse des mêmes niveaux dans le sondage 1. Le pourcentage des pollens d'arbres ne dépasse pas ici 1,5 %. Les principaux genres arboréens rencontrés sont les Pins et quelques taxons assez thermophiles comme le Buis et les Cupressacées. Nous retrouvons dans la prairie, les mêmes familles d'herbacées dominées par les Cichoriées. Quelques grains de pollens de Céréales figurent parmi les Graminées. L'Asphodèle est encore présente et nous comptons encore *Grammitis Leptophylla* au milieu des fougères.

Source : MNHN, Paris



KITSOS - Lavrion - (GRECE)
Sondage 2 BII C_7

Source : MNHN, Paris

Il semble bien que l'on soit là en présence d'un cortège floristique absolument identique à celui que nous avons mis en évidence à la base du sondage 1. Cette étude palynologique permet donc d'effectuer un double contrôle de nos observations faites à propos du sondage 1. *L'un stratigraphique* : la couche 4 datée du Néolithique moyen par son contenu industriel se retrouve d'un point à l'autre du gisement à des altitudes légèrement différentes, compte tenu du faible pendage des couches vers l'entrée de la grotte.

L'autre paléoécologique : Nous avons de nouveau reconstitué pour cette période du Néolitbique moyen, un environnement végétal presque complètement déboisé qui semble, par ses caractéristiques, être le fait, à la fois d'un climat assez chaud et sec et d'un déboisement anthropique.

2) *Analyse pollinique de la couche 5*

Le pourcentage de pollens d'arbres contenus dans les 5 échantillons d'argile de la couche 5 est encore très bas. AP est voisin de 1,5 % dans tous les niveaux, sauf à la base de la coupe où il s'élève à 5 %.

Le Pin est cette fois concurrencé et même dominé par des essences caducifoliées. Il s'y associe le Chêne de type pédonculé, l'Aulne et à la base le Tilleul, le Noisetier et *Ephedra distachya* ; nous avons aussi déterminé dans presque tous les niveaux, plusieurs grains de Pins de type maritime. La strate herbacée est encore dominée par les Composées, mais cette fois, les Anthémidées, les Carduacées, les Centaurées et les Armoises accompagnent les Cichoriées. Les Rubiacées sont nombreuses, l'Asphodèle est présente et parmi les Cistacées nous avons déterminé un grain de *Fumana t. vulgaris*, plante de coteaux secs, de rochers ou de bois découverts en région méditerranéenne. Les Fougères sont cependant plus nombreuses que dans la couche 4. Les Graminées sont rares et il faut noter au sommet de la couche 5 un grain de type Céréale qui pourrait d'ailleurs être une pollution au contact de la couche 4, néolithique sus-jacente.

Cette courte séquence paraît s'être déposée sous un climat un peu plus humide que le climat caractérisant la période néolithique dans le sondage 1 et le sommet du sondage 2 ; elle semble correspondre à la fin d'une période tempérée humide que nous pouvons tenter de comparer avec certaines phases climatiques du Würmien ancien en pays méditerranéen, compte tenu de la datation tout à fait hypothétique.

En effet, des études palynologiques de sédiments argileux du midi méditerranéen français, caractérisés par certaines constantes sédimentologiques et datés par une industrie moustérienne du Paléolithique moyen et plus précisément du Würmien ancien, ont livré un cortège pollinique proche de celui que nous avons mis en évidence à la base de la couche 5. A savoir : dominance des Pins qui coexistent avec les essences de la Chênaie mixte et leurs compagnes, et persistance et même parfois développement des taxons méditerranéens (J. RENAULT-MISKOVSKY, 1972-1976). Mais aucune autre analyse pollinique de comparaison dans une séquence archéologique contemporaine régionale, ni aucun autre élément de datation ne viennent étayer cette hypothèse.

IV. — LA PALYNOLOGIE CONFRONTÉE AUX AUTRES ÉTUDES EFFECTUÉES SUR LE MATÉRIEL DE KITSOS

A. — LA PALYNOLOGIE ET LA SÉDIMENTOLOGIE

L'homogénéité des résultats de l'analyse pollinique dans les coupes néolithiques des sondages B_1C_{10} et $B_{11}C_7$ nous a permis de conclure à une mise en place rapide des sédiments ; il semble que les couches 2 à 4 se soient déposées d'une façon régulière et que pendant un peu plus de 1 000 ans, le climat ait été à peu près le même. Le climat et certainement l'action de l'Homme concourant au déboisement de la colline, le paysage particulièrement découvert laisse à penser que le sol mal protégé par des enra-

Source : MNHN, Paris

cinements profonds a été facilement dégradé et que les ruissellements, rares à notre avis, ont été cependant périodiquement très fortement ressentis dans la genèse du remplissage [1].

Aucun résultat de la palynologie ne permet d'expliquer le dépôt argileux de la couche 5 ; il est toutefois mis en évidence une phase climatique différente de celle ayant présidé aux dépôts néolithiques sus-jacents.

B. — La palynologie et l'étude des macrorestes végétaux

a) *Les graines*

Quelques macrorestes végétaux ont été identifiés dans la couche 4b base de $B_{11}C_{10}$, et dans la couche 3 de $B_{11}C_7$. Il s'agit pour le premier échantillon de deux demi-glands de *Quercus*, dont la mauvaise conservation interdit toute détermination à l'espèce. Le second échantillon est constitué de plusieurs petits fragments écrasés de glands, toutefois très difficiles à identifier [2].

b) *Les charbons de bois*

Certains fragments de bois carbonisés déterminés par M. Couvert sont à rapprocher de nos propres découvertes.

Citons par exemple :

— le Chêne à feuilles caduques et le Pin dans les couches 2,

— le Chêne vert et le Pin maritime dans les couches 3,

et le Chêne vert dans des foyers datés de la période Néolithique.

Soulignons aussi l'intérêt de la détermination dans la couche 3, du bois de Figuier dont il est bien rare de rencontrer le pollen.

Nous avons enfin relevé avec beaucoup d'étonnement la présence de l'Epicea, successivement dans les couches 2 et 3 et dans un foyer daté : 3 600 B.C.

L'aire de répartition actuelle de cet arbre étant très éloignée de l'Attique, il semble tout à fait improbable qu'il ait pu peupler il y a 5 000 ans les montagnes les plus proches, sous le climat que nous avons mis en évidence. Par contre, il est logique de penser que les bois retrouvés dans les couches ou les foyers de Kitsos, ont été amenés de très loin par flottation, ramassés par l'homme sur la plage et apportés dans la grotte pour allumer ou entretenir le feu. D'où la conclusion qu'il est bien délicat, dans ce cas, de tenter de caractériser une période climatique à l'aide des déterminations anthracologiques ; à notre avis, il est préférable d'utiliser ces précieux documents dans l'optique d'une recherche paléo-ethnographique.

c) *La palynologie et l'étude des faunes*

Les animaux domestiques, dont les restes ont été déterminés et comptés par R. Jullien, s'intègrent bien dans le paysage végétal évoqué par les résultats de la palynologie :

— beaucoup de chèvres, bien adaptées aux collines et aux escarpements arides ;

— quelques bœufs, certainement répartis dans la prairie herbacée de la plaine ;

— beaucoup de porcs ;

— de nombreux lièvres faciles à capturer au milieu de larges espaces découverts.

La relative importance de l'économie pastorale par rapport aux activités de chasse traditionnelle semble donc tout à fait en harmonie avec l'hypothèse d'un déboisement intentionnel par l'homme en vue de l'élevage et par certains des animaux domestiqués.

1. Communication orale de J. E. Brochier.
2. Nous sommes heureux de remercier le professeur W. Van Zeist pour son amicale collaboration.

Source : MNHN, Paris

Autre découverte en rapport avec l'étude palynologique des sédiments néolithiques, la détermination par C. Mourer-Chauviré d'un oiseau : l'Outarde barbue qui vit actuellement en Afrique du Nord et habite les endroits secs et découverts.

V. — COMPARAISON DES RÉSULTATS AVEC D'AUTRES ANALYSES POLLINIQUES DE SÉDIMENTS QUATERNAIRES DE GRÈCE

A. — L'Holocène a Tenagi-Philippon II (T. A. Wijmstra, 1969)

Pour le Nord de la Grèce, en Macédoine, les pollens extraits des sédiments de la coupe de Tenagi-Philippon II, mettent en évidence, pour la période : fin Atlantique et Sub-boréale, l'implantation d'une forêt claire à Chênes, mêlés à l'Ostrya et relayés en altitude par les Sapins. La latitude ne permet pas à cet endroit le développement des taxons méditerranéens réduits à quelques Pistachiers. Les Herbacées sont peu développées et ce sont les Graminées qui dominent.

B. — Le paysage au Néolithique autour du site de Franchti-Cave (M. Sheehan, 1979)

Il est naturellement plus facile de mettre en parallèle les résultats de l'analyse pollinique des sédiments néolithiques (néolithique moyen et néolithique récent) de Kitsos, avec les données des analyses effectuées sur les sédiments du même âge (« late neolithic » et « final neolithic »), déposés dans le gisement de Franchti dans la presqu'île du Péloponnèse. Les résultats reconstituent l'image d'un maigre couvert forestier composé de Pins et de quelques essences méditerranéennes (Chêne vert, *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia* et Cupressacées), les pourcentages des nombres de grains comptés ne dépassant pas 5 %. Les Herbacées sont largement dominantes ; ce sont surtout des Composées (Cichoriées, Anthémidées), quelques Graminées, Chénopodiacées et Polygonacées.

Nous sommes donc aussi à Franchti et à la même époque, en présence d'un paysage découvert, dû vraisemblablement, à la fois au même climat sec et à un déboisement en vue ici de l'élevage du mouton.

VI. — CONCLUSION

L'étude palynologique effectuée sur la partie néolithique des sédiments de la grotte de Kitsos s'avère tout à fait nouvelle pour la Grèce puisque nous ne pouvons la comparer qu'à l'analyse réalisée à Franchti-Cave, encore partiellement inédite.

Les résultats sont à la fois paléobotaniques, paléoclimatiques et certainement palethnographiques. L'hypothèse d'un paysage contemporain d'un climat chaud et sec, mais intentionnellement déboisé par l'homme en vue de l'élevage et de la culture, semble étayée par certains résultats des autres chercheurs travaillant sur le même gisement.

BIBLIOGRAPHIE

Brochier, J. E. (1974). — Grotte de Kitsos (Lavrion). V. Le remplissage sédimentologique. *B.C.H.*, t. XCVIII, 1974, II : 754-758, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

Girard, M., Renault-Miskovsky J. (1969). — Nouvelles techniques de préparation en Palynologie, appliquées à trois sédiments du Quaternaire final de l'abri Cornille (Istres, Bouches-du-Rhône). *Bull. de l'A.F.E.Q.* 21, 4 : 275-284.

Heldreich, M. Th. de (1878). — L'Attique — Au point de vue des caractères de sa végétation. Congrès International de Botanique et Horticulture, Paris 1878.

Jullien, R. (1973). — Grotte de Kitsos (Lavrion). III. La laune : Mammilères, Reptiles, et Batraciens. *B.C.H.*, t. XCVII, 1973, II : 434-443, 7 fig.

Lambert, N. (1971). — Grotte de Kitsos (Lavrion). I. Rapport général *B.C.H.*, t. CV, 1971. II. Rapport sur les travaux de l'École Française en 1970 : 703-721, 44 fig.

Lambert, N. (1972). — Grotte de Kitsos (Lavrion). I. Rapport général *B.C.H.*, t. XCV, 1972, II. Chronique et rapports, Fouilles franco-helléniques en 1971 : 817-832, 25 fig.

Lambert, N. (1973). — Grotte de Kitsos, (Lavrion). I. Rapport général. *B.C.H.*, t. XCVII, 1973, II. Chroniques et rapports, Fouilles franco-helléniques en 1972 : 413-425, 17 fig.

Lamarat, N. (1974). — Grotte de Kitsos (Lavrion). I. Rapport général et VI. Conclusion. *B.C.H.*, t. XCVIII, 1974, II. helléniques en 1973 : 723-738, 14 fig. et p. 758.

Mourer-Chauvire, C. (1971). — Grotte de Kitsos (Lavrion). VI. La laune B : Oiseaux, *B.C.H.*, t. XCV, 1971, II : 730-732.

Paquerrau, M. M. (1960). — L'appareil sporilère des Ptéridophytes. Sa valeur dans l'étude des sédiments quaternaires. Imprimeur : Delmas, Bordeaux.

Renault-Miskovsky, J. (1972). — Contribution à la paléoclimatologie du Midi méditerranéen pendant la dernière glaciation et le Postglaciaire, d'après l'étude palynologique du remplissage des grottes et abris sous-roche. *Bull. du Musée d'Anthropologie de Monaco*, 18.

Renault-Miskovsky, J. (1976). — La végétation au Pleistocène moyen en Provence. La Préhistoire française. I. 1 : 483.

Renault-Miskovsky, J. (1976). — La végétation au Pleistocène moyen en Languedoc méditerranéen. La Préhistoire Française, I. 1. 486.

Sherman, M. C. (1979). — The Late Glacial and Postglacial Vegetational History of the Argolid Peninsula, Greece. PhD. dissertation, Indiana University, Bloomington, Indiana.

Wijmstra, T. A. (1969). — Palynology of the first 30 meters of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Bot. Neerl.* 18-4.

Source : MNHN, Paris

LA SÉQUENCE « WURMIENNE » DANS LES HEADS DU NORD-COTENTIN (MANCHE)

PAR

Martine CLET *

Résumé. — Le littoral du Nord-Ouest du Cotentin étant particulièrement riche en coupes de dépôts de versants d'origine périglaciaire ou « heads », une étude systématique de ces dépôts a été entreprise par le Centre de Géomorphologie. La stratigraphie détaillée dans le head et dans les couches humifères sous-jacentes a été levée sur une hauteur d'environ 20 mètres dans la falaise littorale bordant la baie d'Ecalgrain, falaise servant de référence à l'étude d'autres sites. Une étude palynologique a été faite dans ces différentes formations afin de mieux cerner le climat et les paléoenvironnements qui existaient lors de leur mise en place.

Summary. — The north-west coast of the Cotentin (Manche) is particularly rich in sections of deposits of slopes of periglacial origin, usually designated hy the term " head ". The study of these heads has heen taken up in the last few years by the " Centre de Géomorphologie, Caen ", from the point of view of preparation of material hy gelifraction, assemhling mechanisms and paleoenvironment of the deposits.

In this purpose a detailed stratigraphy was raised in the head at Ecalgrain bay and in the underlying humiferous layers at a height of ahout 20 meters. To determine more precisely the surroundings and the climate in which the different formations were laid down, a systematic palynological study was undertaken over the whole height of the cliff.

It was thus possible to reveal three units, in the course of an episode of marine regression. From the marine influence at the hase, we poss gradually to continental hut still coastal environment, the whole heing overlain by continental detrital formations. As in other sites in the Cotentin, the old beach situated at the hase of the section is considered by most authors as " Bas Normannien ". But the pollen study did not led to any decisive arguments to confirm this age : no characteristic eemian flora was found. However, according to the papers of W. A. ZAGWIJN, (1961-1974) in Holland, it seems that one can delimit the hase of the first cold Wurmian or Early Wurmian glacial stage. This cold stage is followed by a first increase in temperature, which could be likened to the Amersfoort Interstadial, the end of the Early Wurmien heing troncated here. The two upper head-loess sequences would then correspond to the Pleniglacial Stadial A and Pleniglacial Stadial B.

La baie d'Ecalgrain est située dans la pointe nord-ouest du Cotentin sur la côte ouest de la presqu'île de la Hague. Située au Sud d'Auderville et à l'ouest de Jobourg, la baie d'Ecalgrain s'étend sur une distance d'environ 1,5 km entre la pointe du Houpret au Nord et la côte soufflée au Sud. Le head forme une sorte de terrasse continue au fond de la baie. Il est entaillé par une falaise vive dont la hauteur peut atteindre 25 m, le haut du versant est modelé par de nombreux vallons en berceau. Le site d'Ecalgrain a été choisi parce qu'il existe à la base de la falaise un dépôt humifère bien développé, fossilisé par le head. On doit à M. ELHAI (1962) la première analyse pollinique d'un échantillon tourbeux décrit par P. HOMMERIL et C. LAASONNEUR (1962).

* Centre de Géomorphologie du CNRS, rue des Tilleuls, 14000 Caen.

Source : MNHN, Paris

FIG. 1

I. — SUBSTRATS (roche à moins de 50 cm) : 1. migmatites et gneiss (Précambrien) — 2. arkoses et grès — 3. quartzites et grès quartzitiques — 4. schistes et schistes gréseux — 5. faille.

II. — FORMES ET FORMATIONS DUES AU MODÈLE PÉRIGLACIAIRE : 6. chicot rocheux — 7. vallonnement périglaciaire — 8. formations cryoclastiques de versant (zone d'alimentation du head) — 9. head (zone d'accumulation) — 10. loess — 11. tourbe et dépôts organiques de la base du head.

III. — FORMES ET FORMATIONS MARINES : 12. falaise vive taillée dans le head. — 13. falaise vive taillée dans la roche en place — 14. restes de plage éémienne — 15. platier éémien — 16. platier rocheux actuel.

IV. — FORMES ET FORMATIONS HOLOCÈNES ET ANTHROPIQUES : 17. colluvions holocènes — 18. dune — 19. remblai — 20. carrière — 21. rideau et talus anthropiques — 22. position de la coupe de référence.

Source : MNHN, Paris

STRATIGRAPHIE

La stratigraphie de la falaise d'Ecalgrain a été levée en détail. La série la plus complète est visible dans la partie centrale de la baie au Sud du ruisseau du Moulin. Cinq grands ensembles ont pu être mis en évidence de la base vers le sommet :

A — Un ensemble marin avec platier, plage ancienne, tourbe littorale et sables dunaires sur environ 2 m de haut.

A_1 — Le platier fossile affleurant quelquefois à marée basse et battu par les vagues, se présente sous la falaise recouvert de sables gris marins piégés dans les anfractuosités du rocher. Parfois, ce platier est recouvert de lentilles de cailloutis hétérométriques inclus dans une gangue sableuse. Ces lentilles ne sont pas présentes partout. Le platier ancien était déprimé au voisinage du débouché du ruisseau du Moulin.

A_2 — La plage ancienne à galets roulés que l'on retrouve en de nombreux endroits sur tout le littoral du Cotentin est considérée par la plupart des auteurs comme « Bas Normannienne ». Cette plage est localisée en certains points de la baie d'Ecalgrain dans les couloirs entre les rochers au Nord, à la limite du contact gneiss-granite au Sud, sous les sables marins au centre. Les galets et les graviers roulés sont inclus dans une matrice limono-sableuse brun rouge. Le sommet de cette plage est certainement tronqué.

A_3 — La plage ancienne est recouverte par endroits d'une formation sableuse grise avec quelques taches brunes et rouilles, qui contient quelques gros blocs dispersés et quelques galets roulés. Ce sable présente un caractère marin net. (P. Hommeril et C. Larsonneur 1962 : « on y trouve des grains de quartz émoussés luisants typiques »). Cette formation sableuse peut passer latéralement à des tourbes littorales, à caractère marin, tourbes affleurant sur le platier actuel au Nord de la baie.

A_4 — La partie sommitale de cette formation sableuse est transformée en alios. Ce niveau est parfois complètement ferruginisé et durci. Quelques restes d'alios du même type renferment des galets et des blocs anguleux apparaissent parfois sur le platier actuel qui dérive par conséquent de l'ancien.

L'ensemble *B* est formé de niveaux humifères plus ou moins tourbeux à la base et devenant plus argileux au sommet. Dans ces niveaux sont intercalées des lentilles de head formées de matériaux détritiques hétérogènes. Cet ensemble s'étend sur une hauteur d'environ 4,5 m.

B_1 — Niveau tourbeux inférieur, noir, passant latéralement à des niveaux gris plus argileux et moins épais. Ce niveau renferme de nombreux restes végétaux et d'insectes, et c'est dans cette tourbe que l'on a les quelques datations. Au sommet, cette tourbe devient plus grise et plus argileuse.

B_2 — La tourbe inférieure est surmontée d'une lentille caillouteuse à blocs hétérométriques plus ou moins altérés. On trouve aussi quelques galets roulés et quelques blocs de head dans une matrice beige rouille, sablo-limoneuse renfermant de nombreux graviers de schistes, quartzites et quartz.

B_3 — Au-dessus de cette lentille caillouteuse se développe un second niveau tourbeux gris noir, plus ou moins épais, se présentant parfois de manière discontinue sous forme d'argile grise se débitant en gros polyèdres et se différenciant mal de l'argile grise qui le surmonte et qui forme le niveau B_4. Cette argile devient de plus en plus limoneuse vers le sommet.

B_5 — 1re intercalation d'une lentille de head à blocs hétérométriques à matrice ocre, argilo-sableuse.

Source : MNHN, Paris

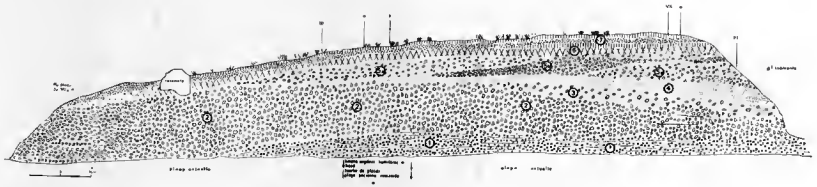


FIG. 2. — Coupe stratigraphique.

1. — série argilo-tourbeuse — B1 à B10.
2. — head : série C1-5.
3. — head avec limon abondant dans la matrice : série C6-7.
4. — loess lité avec hydromorphie au sommet ; série C8.
5a. — head avec limon abondant dans la matrice : série D1-5.
5b. — head : série D1-5.
6. — loess avec restes de sol brun lessivé au sommet : série D6-9.
7. — dune : série E1-2.

Source MNHN, Paris

B_6 — 2e niveau argileux gris, parfois lité et renfermant quelques graviers.

B_7 — Nouvelle intercalation de head moins épaisse que B_5, à matrice ocre-rougeâtre, argilo-sableuse. Cette lentille est encore surmontée d'une formation argileuse grise B_8 brune à la base, devenant ocre et sableuse au sommet et contenant quelques graviers et quelques couches sableuses à litages nets.

B_9 — De nouveau une lentille de head à matrice argileuse plus ou moins rubéfiée. Au sommet de B_9 existe partout un niveau de 2 à 15 cm d'épaisseur de couleur rouge et de nature limono-argileuse, formant une limite nette avec le head sus-jacent. Cette mince couche formée de matériel ruisselé pourrait indiquer une troncature des dépôts avant la mise en place du premier grand head.

Les ensembles A et B occupent le tiers inférieur de la falaise (Fig. 2). Par dessus se développent deux grandes assises de head et limons : les ensembles C et D. L'ensemble *C* est formé du head inférieur massif d'environ 5 m d'épaisseur surmonté d'un limon atteignant 2 m de haut dans sa partie la plus épaisse. Ce head (C_1, C_3, C_5) renferme quelques lentilles limono-argileuse beige grisâtre et limono-sableuses (C_2, C_4). Le limon qui surmonte le head inférieur est sableux et ruisselé vers la base (C_6) et renferme quelques petits lits de graviers (C_7), plus homogène et plus feuilleté vers le sommet (C_8).

Un second ensemble *D*, head-loess surmonte le premier. Ce head est formé d'une matrice limono-sableuse relativement abondante et est moins développé que le head inférieur (2,50 m). Il est recouvert d'un loess épais de 1,4 m environ, très homogène. Ce loess porte à son sommet les traces d'un sol brun lessivé, bien développé.

Le sommet de la falaise *E* est recouvert d'une assise sableuse d'origine éolienne épaisse d'environ 1,5 m, remaniée dans sa partie supérieure et sur laquelle un mince sol humifère actuel s'est développé.

PALYNOLOGIE ET PALÉOENVIRONNEMENTS

Pour mieux cerner le milieu dans lequel se sont déposées les diverses formations de la falaise d'Ecalgrain, une étude palynologique systématique a été entreprise sur toute la hauteur de la falaise, au Sud du ruisseau du Moulin. Malheureusement, de nombreuses couches se sont révélées soit stériles, soit très pauvres en pollens (cas des heads massifs et de certaines couches sableuses). Dans cette coupe de référence, les prélèvements ont été faits tous les 2 cm dans les niveaux humifères et argileux, tous les 5 cm dans les limons et loess supérieurs, tous les 10 ou 50 cm, selon la nature de la matrice dans les heads. Ceci a permis l'étude de plus de 400 échantillons préparés selon la méthode de B. Frenzel arrangée par B. Bastin et M. Couteaux (1966). La description palynologique va se faire de bas en haut suivant les grandes unités stratigraphiques décrites précédemment. Plusieurs unités ont pu être mises en évidence depuis la base jusqu'au sommet :

— un milieu marin (unité A) passant progressivement à un milieu continental, mais encore littoral (ensemble B), le tout étant surmonté d'un milieu continental (ensembles, C, D, E).

1. — *Le milieu marin* :

Le sable gris (A_1) piégé dans le platier fossile s'est révélé stérile. Quelques prélèvements ont été effectués dans la matrice de la plage ancienne (A_2). Malgré la présence de pollens, il est impossible d'en déduire un résultat cohérent. En général, la plage ancienne est située sous une coulée de head et dans ce cas la matrice recueillie entre les galets roulés est de nature argileuse de couleur ocre-rouge. Cette matrice a la même composition que la matrice du head sus-jacent. Il y a eu vraisemblablement percolation de cette argile dans les couches sous-jacentes. De plus, le sommet de la plage est tronqué et très souvent remanié.

Source : MNHN, Paris

Pour ces différentes raisons, l'appartenance de cette plage à l'interglaciaire Eémien, « Bas Normannien » pour les auteurs normands, n'a pu être prouvée par l'analyse pollinique.

Les sables gris (A_3) qui surmontent les galets de la plage en quelques endroits présentent d'après l'étude morphoscopique et la granulométrie un caractère marin très net, mais n'ont pas fourni de pollens. Toutefois, un échantillon prélevé au Sud d'Ecalgrain, à Herquemoulin, sous un ensemble head-loess semblable à celui d'Ecalgrain s'est révélé être un échantillon de haut-estran : AP = 33 %, le pin est dominant : 31 %, présence de quelques chênes, bouleaux, ormes, saules, noisetiers, les herbacées sont dominées par les Cypéracées (24 %), Éricacées (16 %), les Composées liguliflores (8 %) et tubuliflores (2 %) et l'on constate la présence importante des Chénopodiacées (jq 5 %). (Analyse M. F. Huault, information inédite). La tourbe prélevée au Nord de la baie d'Ecalgrain, sur le platier actuel, présente une végétation très proche de l'échantillon d'Herquemoulin : AP varie entre 12 et 30 % — *Pinus* est l'espèce dominante, *Quercus* est présent, *Salix*, *Betula* et *Ulmus* sont sporadiques et *Picea* est présent au sommet. Les Graminées dominent, les Cypéracées et les Chénopodiacées atteignent des pourcentages importants (jq. 29 %).

Il s'agit d'une végétation caractéristique d'un schorre (marais maritime) qui favorise le développement des Cypéracées et des Chénopodiacées, et ce schorre est bordé par des dunes fixées par des pins et des Graminées.

Cette tourbe représente un dépôt de début de régression. Le niveau de la mer stagne, après avoir déjà baissé, et favorise ainsi le développement de marais maritimes derrière des cordons dunaires. Le marais connaît encore une influence marine directe, le milieu est saumâtre, ce qui entraîne la présence des plantes halophytes.

Le phénomène régressif continue, la mer se retirant, un matériel sableux devient disponible et un cordon de dunes s'élève soit en bordure de la mer, soit derrière le schorre. La présence de ces dunes est attestée par les sables roux lités plus ou moins ferruginisés (A_4).

La végétation reflète ce milieu dunaire. Le pourcentage d'arbres atteint presque 50 %. Le pin est toujours l'espèce dominante et atteint jusqu'à 40 %. L'*Epicea* atteint des pourcentages non négligeables : jusqu'à 8 %. Mis à part quelques saules, ces deux espèces dominent le paysage arbustif. Les Graminées dépassent parfois les 50 %. Les Cypéracées et les spores de fougères atteignent 15 et 5 %. A la base, les chénopodiacées sont encore présentes (3 %), indiquant un milieu saumâtre, et disparaissent dans les niveaux supérieurs, ce qui indique bien que l'action directe de la mer s'arrête à la base de ces sables. Les températures (d'après ce que l'on peut en juger à partir de la végétation) sont de plus en plus basses, les arbres thermophiles (*Quercus*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Fagus*) sont absents. La végétation est formée d'une forêt boréale claire à pins et *Epicea* qui atteignent leur maximum. On peut mettre en parallèle ce type de végétation et celui décrit par W. H. Zagwijn à Amersfoort en Hollande où la forêt de pins et d'épicéas joue un grand rôle. Il s'agirait de la phase ultime de l'interglaciaire Eémien nommé E6 par cet auteur. Il est évident qu'aux seules vues de ces analyses la comparaison puisse paraître délicate. Amersfoort se situe dans un environnement fluvio-lacustre et le diagramme pollinique décrit la presque totalité de l'Eémien.

A Ecalgrain, le milieu est totalement différent. Nous sommes en présence d'un milieu littoral au pied d'une falaise (ce qui isole le domaine littoral des influences de l'arrière-pays), il est évident que l'on ne puisse pas retrouver les traces d'une forêt épaisse qui n'a sans doute jamais existé dans cet environnement qui était proche de l'actuel. Quoiqu'il en soit, il existait dans les environs suffisamment de pins et d'épicéas pour laisser subsister quelques traces.

Le sommet des sables ferruginisés passe insensiblement à un niveau argileux gris devenant plus noir au sommet. La transition est brève (sur environ 2 à 5 cm d'épaisseur). Cette limite se manifeste nettement sur la stratigraphie et sur la végétation : le domaine marin de la base fait place à un domaine continental dans l'ensemble B. Le phénomène régressif amorcé se poursuit. Peut-être doit-on dater cette période de « transition entre la phase ultime de l'Eémien et début de l'Eowurm » et non Eémien E6.

Source : MNHN, Paris

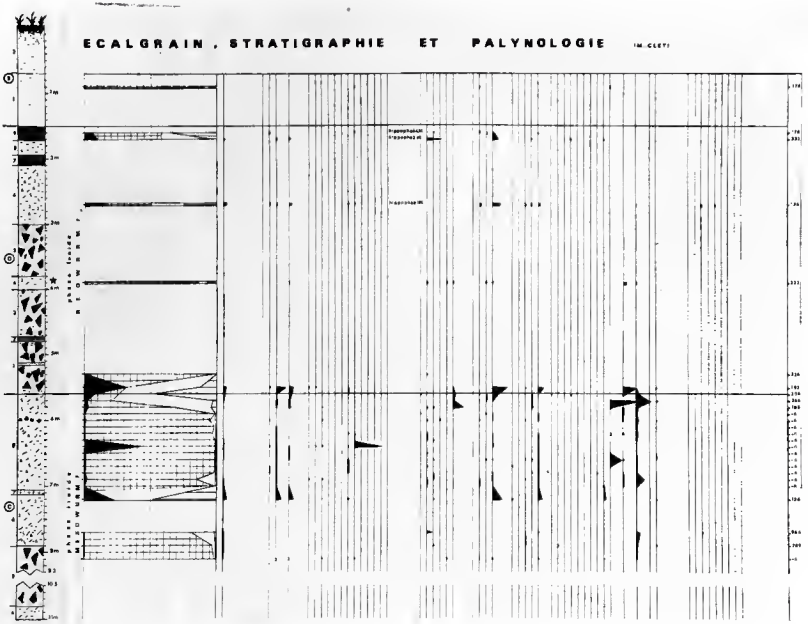


Fig. 3

Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

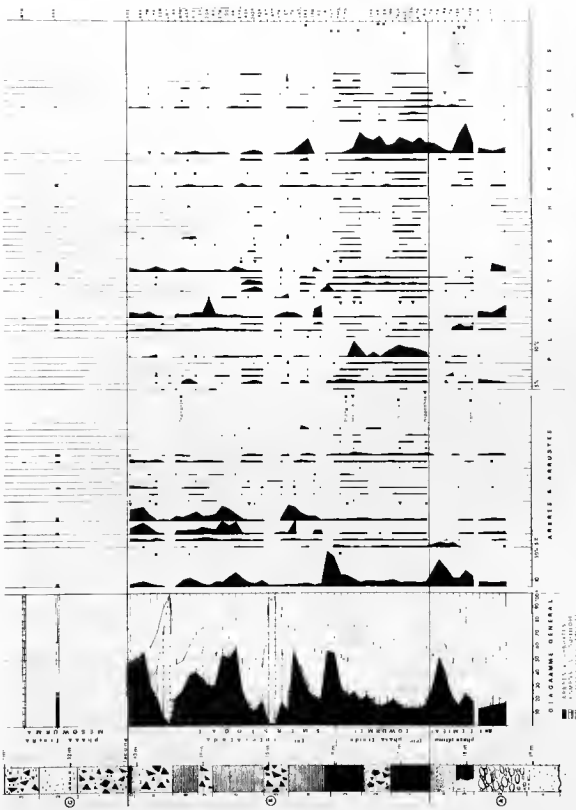


Fig. 3

2. — *Le milieu continental littoral.*

La régression continue, les dunes sont envahies de plus en plus par la végétation, ce qui les fossilise. Dans les tourbes prélevées sur le platier de Petit-Beaumont (au sud d'Herquemoulin) on a retrouvé ce milieu intermédiaire de revers de dunes, entre les dunes franches (A_4) et les dépôts argilo-tourbeux (B_1).

L'analyse palynologique révèle un AP variant entre 15 et 25 %, toujours dominé par les pins. La courbe d'épicéas est souvent supérieure à 1 %. *Salix* présente une courbe continue. *Quercus* et *Corylus* sont présents.

A la base les Graminées atteignent presque 60 % mais sont rapidement remplacées par les cypéracées qui deviennent dominantes au sommet. Quelques plantes aquatiques dulçaquicoles sont présentes : *Nymphaea*, *Myriophyllum*. *Calluna* présente une courbe continue non négligeable, mais est ici dominée par les spores de fougères monolètes. La présence de Juniperus indique un climat plus froid. Cette tourbe forme la transition entre le domaine de dunes A_4 et le milieu marécageux d'eau douce qui se développe derrière ces dunes. Le domaine marin n'est pas très éloigné : quelques pollens d'*Armeria* sont retrouvés, *Armeria* se développant en milieu aéro-hyalin. A la base de cette tourbe, on trouve une végétation de revers de dune fixée par des fougères et des Graminées avec parfois des Graminées de type céréales : sans doute *Elymus*.

La transition entre les sables roux et le milieu tourbeux est brève mais continue à Ecalgrain (coupe IX et B_1).

— Le pourcentage d'arbres diminue rapidement au profit des herbacées, AP dépasse rarement 20 %. Le pin est toujours l'espèce dominante, suivi par le chêne et le saule. *Corylus*, *Alnus*, *Betula*, *Ulmus* présentent des courbes continues. *Picea* devient plus sporadique, mais le milieu est très humide. De nombreuses espèces apparaissent, *Fagus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Tilia*. Quelques arbustes sont aussi présents : *Ilex*, *Hedera*, *Myrica*, *Cornus*. La présence de quelques *Juniperus* et *Hippophaë* indique un climat froid. Le milieu herbacé est aussi très riche en nombreuses espèces. Le pourcentage des NAP atteint le plus souvent 85 %. Les espèces dominantes sont : les Graminées, les Cyperacées et les *Calluna* et Éricacées qui augmentent brusquement à la base de la tourbe.

Ce dépôt argilo-tourbeux s'est effectué dans un milieu marécageux très humide à l'abri de toute influence marine directe mais néanmoins derrière un cordon dunaire littoral (présence encore de quelques *Armeria* et quelques Chénopodiacées). Ce marécage présentait quelques plans d'eau libre (plantes d'eau douce : *Nymphaea*, *Sparganium*, *Myriophyllum*, *Alisma*, *Typha*, Liliacées, *Sphagnum*) et était bordé de landes plus sèches favorisant le développement des bruyères, surtout des callunes, des Composées tubuliflores de Caryophyllacées, de plantains, de *Polygonum*. Cette lande était parsemée de bouquets d'arbres et d'arbustes. A Ecalgrain, ce dépôt est plus argileux que tourbeux, néanmoins quelques macrorestes végétaux y ont été décelés (cf. H. Elhaï, 1962 ; P. Hommeril, C. Larsonneur 1962) ainsi que quelques restes d'insectes (P. W. Schotton).

Pour W. H. Zagwijn, à Amersfoort en Hollande, la limite : Eémien — Eowurm a été tracée, là où la courbe des plantes herbacées croît rapidement après la zone E6 (à *Pinus* et *Picea*), cette croissance étant liée à l'augmentation brutale des Éricacées et surtout de *Calluna*.

A Ecalgrain, on assiste au même phénomène : à la base du niveau tourbeux inférieur : B1, la courbe des éricacées augmente rapidement et cette croissance s'observe après un épisode où le pin et l'épicea étaient prépondérants (cf. ci-dessus, niveau A_4). On peut maintenir donc, bien que ne disposant que de peu d'éléments pour cette affirmation, l'hypothèse de datation pour le niveau A_4, comme étant bien la phase ultime de l'interglaciaire Eémien. La base du premier niveau tourbeux correspond donc à la base de la première phase froide du Würm ou Eowürm (cf. B. Bastin, 1971).

La petite lentille de solifluxion B_2, intercalée entre les deux niveaux tourbeux n'a d'aucune manière perturbé la végétation qui n'est pas très différente de celle du niveau B_1.

Les AP diminuent légèrement, *Pinus* restant l'espèce dominante, *Picea* est toujours présent. Dans les NAP, les Graminées, les Cypéracées et surtout les Composées liguliflores croissent légèrement au profit des *Calluna* et des Éricacées.

Dans le niveau argilo-tourbeux B_2 on va constater un léger changement dans la végétation.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

FIG. 4

A la base, les 20 premiers cms présentent un pourcentage d'arbres moyen, variant aux environs de 17 %. *Pinus* reste l'espèce dominante, mais l'on constate une légère augmentation des *Salix* et des *Quercus*. *Picea* est toujours présent. Pour les herbacées, les pourcentages de *Calluna* restent constants. Après une pointe des Graminées, les Cypéracées qui avaient presque disparu atteignent leur maximum. Les plantes d'eau douce sont toujours présentes ainsi que les sphaignes qui atteignent 3 % à la base. Les fougères présentent une courbe continue.

Au-dessus, on observe un net changement dans la végétation, les arbres augmentent : la moyenne des AP atteint 24 %. Les courbes des *Pinus*, *Salix* et *Quercus* augmentent. *Picea* régresse légèrement. De nombreuses espèces thermophiles sont présentes : charme, frêne, hêtre et même quelques pollens de noyer ont été trouvés. Pour les espèces herbacées, on constate la presque disparition des Cypéracées, provoquant un accroissement des bruyères qui atteignent parfois 25 et 30 % et une augmentation des graminées. Les composées tubuliflores augmentent, les plantes d'eau douce disparaissent.

Au sommet de ce niveau s'amorce une nouvelle tendance. La courbe des arbres croît nettement au profit du pin qui atteint 55 %. Le chêne, le saule augmentent aussi. Les Cypéracées ont un pourcentage négligeable. Les Éricacées ont presque disparu. Les Composées tubuliflores et liguliflores prennent de l'importance ainsi que des espèces de milieu plus sec : *Artemisia*, Caryophyllacées, *Polygonum*.

Le marais se comble progressivement et la nappe phréatique devient plus profonde ; le milieu tourbeux de la base cède la place à des sédiments plus argileux. La régression des plans d'eau libre se traduit par une disparition des Cypéracées et des plantes aquatiques et par l'installation d'une lande recouverte de bruyères (*Calluna*). Cette lande se transforme peu à peu en une pelouse de Graminées sur laquelle quelques arbres prennent de l'extension, les pins en particulier, qui vont s'accroître brusquement. Parallèlement à cet assèchement, on assiste à un réchauffement qui se traduit dans la végétation par l'accroissement des arbres thermophiles (B_4). Après un maximum (limite B_3-B_4) le pin régresse fortement, le milieu redevient légèrement plus humide. Après un abaissement provisoire dans la courbe des AP, on constate un accroissement du chêne qui atteint 7, 12 et 25 %. La croissance du bouleau suit celle du chêne, mais n'est pas constante à tous les niveaux. Les Graminées régressent, les Cypéracées s'accroissent de nouveau. Pendant la période de régression du pin, le milieu étant très ouvert, on constate le développement d'espèces héliophiles telles que *Ephedra*, *Helianthemum*.

Au cours du récbauffement amorcé en B_4, va se produire un phénomène qui va se répéter jusqu'en B_{10}. Intercalées dans les séquences grises argileuses, on trouve par trois fois des lentilles de head à matrice argilo-sableuse (B_5, B_7, B_9). Dans ces séquences caillouteuses, la végétation diffère de celle retrouvée dans les lentilles argileuses.

— En B_5 et B_9, on constate que 98 ou 99 % des pollens reconnus sont des pollens de composées liguliflores. En B_7, la lentille caillouteuse est beaucoup moins épaisse et il semble que les liguliflores n'ont pas colonisé la totalité du substrat.

Entre ces coulées de head, la sédimentation argileuse va se poursuivre. Le réchauffement amorcé plus bas se continue après une brève installation des pins, le chêne et le bouleau deviennent les espèces dominantes. L'aulne prend un peu plus d'importance ainsi que le noisetier. Le saule devient plus rare, l'*Épicea* devient sporadique. *Fagus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Juglans* réapparaissent. Les Graminées dominent toujours les espèces herbacées.

Au-dessus des tourbières de la base, se développant en climat froid et très humide, un système de sédimentation particulier à cet endroit va s'instaurer. Dans cette coupe, les couches argileuses grises surmontant les tourbes sont assez épaisses. Leur épaisseur n'est pas constante tout au long de la falaise. Cette accumulation d'argile s'explique par la topographie. On se situe à cet endroit au fond d'un vallon (on retrouve une alternance de lits sableux et de petits graviers dans l'argile grise litée). Ce vallon était encaissé dans une falaise littorale qui a été soumise à une action maritime prolongée, au cours de la période précédant la régression. Au début de cette régression dont on a constaté les effets sur la sédimentation de la base de la coupe, un épisode froid et très humide s'instaure, favorisant l'érosion de la falaise. Des éboulements de pierrailles vont se répartir sur les pentes du versant, les eaux vont se concentrer en un ruisseau lors du réchauffement postérieur.

Ainsi, l'intercalation des coulées pierreuses (B_5, B_7, B_9) dans l'argile grise, semble liée à des fluctuations locales dans la dynamique des versants. En effet, on constate que la végétation n'est pas

Source : MNHN, Paris

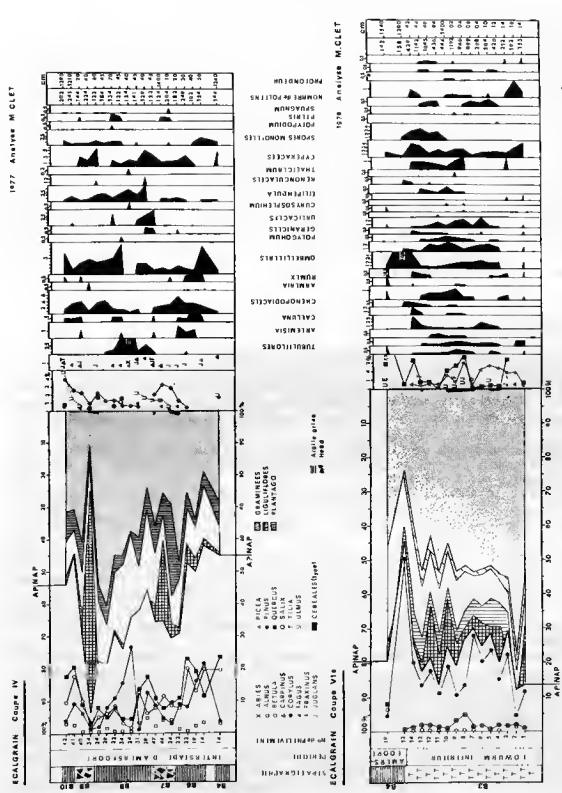


FIG. 5.

Source : MNHN, Paris

influencée par les coulées caillouteuses. Ces substrats sont colonisés par les composées liguliflores, mais dès que l'argile redevient assez épaisse, la végétation en place réapparaît : chênes, bouleaux, pins, Graminées reprennent de l'extension. Ces brèves interruptions n'influencent en rien l'ambiance climatique générale : on peut qualifier ce réchauffement d'interstade après un épisode froid.

Ce réchauffement correspond vraisemblablement au premier interstade de l'Eowurm ou interstade d'Amersfoort (nomenclature de W. H. Zagwijn, 1961) qui est caractérisé en Hollande et en Europe du Nord par « une extension de Pinus et de Betula, ce dernier supplantant Pinus pendant la partie moyenne de l'interstade, et par le rôle effacé de *Picea* » (B. Bastin, 1970). Comme en Hollande, ce réchauffement est précédé par la disparition des Éricacées et de *Calluna*. On remarque cependant une différence avec ce schéma classique. Ici, le chêne est en général dominant sur le bouleau qui n'a qu'un rôle secondaire. Or, en Europe du Nord, dans la plupart des diagrammes le bouleau a le rôle prédominant alors que le chêne ne présente pas un accroissement particulier.

Peut-on faire intervenir la latitude ou bien l'influence maritime sur cette prépondérance du chêne ? La question reste posée, l'interstade d'Amersfoort n'ayant pas encore été retrouvé dans les régions littorales de l'Europe de l'Ouest. Mais il s'agit bien d'un premier interstade après un épisode froid.

A la base de la puissante assise de head, on retrouve une mince couche d'argile rubéfiée. Il semble qu'il y ait eu à ce niveau une absence de sédimentation ou une érosion de la partie supérieure de l'Eowurm.

3. — *Le milieu continental*

Par dessus les niveaux littoraux de la base, deux assises puissantes head-limon sont observées. Très peu de pollens ont été isolés dans le premier head massif et le limon qui le surmonte.

En C_2, dans une lentille limoneuse, l'analyse a révélé encore la présence d'arbres en quantité non négligeable : AP = 21 %. Le chêne et le bouleau dominent le pin et le saule. Les graminées forment encore la majeure partie de la strate herbacée avec les ombellifères, le plantain, les Filipendula et les composées.

Plus haut C_3, une analyse dans le head présente plus de 99 % de Composées liguliflores, mais on remarque cependant la présence de *Pinus, Betula, Picea, Alnus, Corylus, Quercus*, de Graminées, plantains, saxifrages...

Dans cette lentille, l'*Épicea* est retrouvé pour la dernière fois, il n'apparaît plus au-dessus.

Seuls quelques niveaux au sommet du head (C_5) renferment des grains de pollens. On retrouve encore entre 99 et 81 % de liguliflores, indiquant un climat sec ou tout au moins un substrat sec et filtrant.

A la base des limons (C_6), on constate une légère croissance des tubuliflores et des renonculacées. Plus haut dans la coupe, à la base des limons ruisselés (C_7, C_8), on trouve quelques échantillons contenant des pollens. D'abord on constate un changement dans la végétation AP = 22 %. Le bouleau domine le chêne, le pin et le noisetier. Les liguliflores ont disparu. Les Graminées dominent le plantain, les Ombellifères quelques saxifrages et plantes héliophiles comme *Artemisia*, et quelques Cypéracées, ce qui pourrait indiquer un milieu plus humide.

Et de nouveau, les liguliflores atteignent des pourcentages très élevés, dépassant souvent 99 %. De temps en temps, une espèce prend de l'extension, sans que l'on puisse en donner une explication. Ainsi, les Renonculacées, les Rosacées puis les saules (à 640 cm) forment des pointes au détriment des liguliflores. (Ces concentrations de pollens pourraient être expliquées par la fossilisation d'une fleur de ces différentes espèces à l'endroit du prélèvement, ce qui est vraisemblablement le cas pour le saule).

Stratigraphiquement, l'ensemble C pourrait correspondre au Mésowürm (Nomenclature de Y. Guillien reprise par B. Bastin, 1971). L'analyse pollinique n'a pas prouvé cette appartenance, mais les quelques éléments recueillis indiquent l'existence d'un climat certainement froid et sec (C_3 à C_8) suivie d'une phase froide mais plus humide (C_7, C_8). (Présence de Cyperacées, *Filipendula*, Renonculacées).

Le second ensemble head-loess (série D) a fourni encore moins d'échantillons propices à l'analyse.

Source : MNHN, Paris

A la base du head (D_1), on remarque une diminution des liguliflores, entraînant la croissance des graminées jusqu'à 47 %, puis une augmentation des AP jusqu'à 32 %. Le bouleau, le chêne et le pin dominent. *Alnus*, *Corylus*, *Fagus*, *Carpinus* sont présents. Les herbacées sont composées de *Plantago*, Ombelliféres et *Filipendula*. S'agit-il d'un léger réchauffement ? Cette croissance des arbres se situe en concordance avec la base du head supérieur (D_1). Une petite phase climatique plus humide a pu permettre la réintroduction de quelques arbres, mais très vite, les liguliflores redeviennent prépondérantes.

Dans le loess supérieur, on constate un léger accroissement des arbres, le pin et le chêne dominent le bouleau. On voit l'apparition de quelques *Hippophaë* indiquant un climat froid, et une régression des liguliflores au profit des Plantago et des Chénopodiacées, indiquant la formation d'une steppe.

Plus haut (D_7, D_9), un reste de paléosol brun a fourni peu d'éléments pour l'analyse pollinique : chênes et pins régressent au profit des *Hippophae*. Les liguliflores atteignent encore 50 % et sont accompagnées de tubuliflores et de *Plantago*.

Cet ensemble D correspond stratigraphiquement au Néowürm, le peu d'éléments disponibles sont caractéristiques d'un climat froid et sec. Une dune (E) surmonte le dernier limon. Un seul échantillon a pu être étudié. Il renferme 90 % de liguliflores et 7 % de graminées. Les arbres sont absents : un seul pollen de saule a été trouvé.

CONCLUSION

Par similitude avec d'autres gisements du Cotentin, la plage située sous les heads est considérée par la plupart des auteurs comme « bas Normanienne » (Eémienne), l'état de fraîcheur du matériel va dans ce sens. Toutefois, l'étude pollinique n'a pas apporté d'arguments décisifs pour confirmer cet âge, la flore caractéristique du plein interglaciaire n'ayant pu être mise en évidence.

Une datation du dépôt tourbeux le plus ancien avait donné 12 600 ± 400 ans BP (G. Delibrias et C. Larsonneur, 1966). Un nouvel essai, tenté par P. W. Shotton sur des macrorestes végétaux à l'occasion du Congrès de l'INQUA en 1969, a donné plus de 37 000 ans. Les plus récentes datations obtenues ont été de 40 750 ans BP et supérieures à 44 500 BP (P. W. Shotton et R. E. G. Williams, 1971). Ces résultats confirment l'âge au moins würmien des heads et des loess : les deux séquences head-loess pouvant être mises en parallèle avec les deux pléniglaciaires du Würm.

En s'appuyant sur les travaux de W. H. Zagwijn, l'étude pollinique conduit à proposer une chronologie plus complète, la tourbe du platier et les sables surmontant les galets de la plage ancienne dateraient de la fin de l'interglaciaire Eémien et marqueraient le passage de l'Eowürm. Les niveaux tourbeux B_1 et B_3 se seraient mis en place pendant la première phase froide de l'Eowürm. Le réchauffement sensible qui vient ensuite (flore des niveaux B_4 à B_{10}) serait celui de l'interstade d'Amersfoort. Il y aurait une lacune importante, celle de la fin de l'Eowürm avec l'absence des interstades de Brorup et d'Odderade.

Rappelons que l'hypothèse d'une troncature importante, précédant la mise en place du premier grand head, a été émise au cours de l'étude stratigraphique ; les séquences head-loess correspondraient au Mésowürm et au Néowürm.

Aux yeux de certains, l'épaisseur de matériel mis en place (17 à 25 m visibles en coupe) plaiderait en faveur d'une chronologie plus longue, englobant Riss et Würm, la plage ancienne se trouvant de ce fait anté-éemienne. Mais d'autres arguments suffisent pour justifier l'épaisseur des dépôts.

D'une part, il faut tenir compte de l'amplitude de la falaise qui avait une dénivellation originelle de 110 à 120 m ; lorsque les falaises sont moins importantes (par exemple à Port-Racine, au nord), l'ampleur des dépôts est moindre et atteint 8 à 10 mètres. D'autre part, il faut aussi remarquer que la mer a presque regagné sa position ancienne et qu'on se trouve par conséquent à proximité de la falaise morte où les dépôts étaient les plus épais.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Bastin, B. (1971). — Recherche sur l'évolution du peuplement végétal en Belgique durant la glaciation du wurm. Acta geographica Lovaniensia, vol. 9, 136 p.

Clet, M., Coutard, J. P., Helluin, M., Lautridou, J. P., Ozouf, J. C., Pellerin, J. (1979). — Dynamique et chrono-stratigraphie des heads de la Hague, Basse-Normandie — *Bull. Centre de Géomorphologie* n° 24 (à paraître).

Deliarias, G. et Larsonneur, Cl. (1966). — Datation absolue des dépôts organiques wurmiens en Normandie *C. r. Acad. Sc. Paris*, tome 263 : 1022-1024.

Elhai, H. (1963). — La Normandie occidentale entre la Seine et le golfe normand-breton. Étude morphologique, thèse d'État, 624 p., 136 fig., 8 cartes, 32 pl. (étude des heads p. 363 à 407).

Hommeril, P. et Larsonneur, Cl. (1962). — Observations sur les dépôts quaternaires de la baie d'Ecalgrain (Manche). Présence d'une tourbe pré-wurmienne. *C. r. Somm. Soc. Géol. Fr.* : 75-77.

Hualt, M. F. (1976). — La végétation au pléistocène supérieur et à l'holocène dans le nord. IX^{e} Congrès U.I.S.P.P. Nice. in la Préhistoire française p. 539-541.

Morzadec-Kerfourn, M. T. (1974). — Variations de la ligne de rivage armoricaine au quaternaire. *Mém. Soc. Géol. Min. Bretagne Rennes*, 17, 208 p.

Shotton, P. W. and Williams, R. E. G. (1971). — Baie d'Ecalgrain. Radiocarbon, vol. 13 n° 2, p. 141-156.

Watson, Ed. et S. (1970). — The coastal periglacial deposits of the Cotentin peninsula. Institute of British Geographers. Transaction and Papers, pub. n° 49, p. 125-144, 14 fig.

Woillard, G. (1978). — Grande pile peat bog : a continuous pollen record for the last 140 000 years. *Quaternary research* : 1-21.

Zagwin, W. H. (1961). — Vegetation, climate and radiocarbon datings in the late pleistocene of the Netherlands. 1) Eemian and early weichselian. Mededelingen van de geologische stichting n° 14. Maestricht, p. 15-44.

Zagwin, W. H. (1974). — Vegetation climate and radiocarbon datings in the late pleistocene of the Netherlands. 2) Middle weichselian. Mededelingen rijks geologische dienst, vol. 25 n° 3. p. 101-111.

Source : MNHN, Paris

LES ÉCHETS : UN MARAIS CAPITAL POUR L'HISTOIRE CLIMATIQUE DU QUATERNAIRE RHODANIEN

PAR

J.-L. de Beaulieu *, J. Evin **, P. Mandier ***, G. Monjuvent ****, M. Reille *

Résumé. — Cinq diagrammes polliniques étayés par des datations au 14 C et établis sur des sondages traversant le marais des Échets, près de Lyon, sont présentés. Précédant le Würm, deux phases interglaciaires riches en *Carpinus* sont mises en évidence ; la chronologie botanique est comparée à celle d'autres séquences du Quaternaire moyen et récent.

Summary. — This paper presents five pollen diagrams with five radiocarbon datings from borings made in the Echets peat bog near Lyon. Preceding the Würm, two interglacial periods rich in *Carpinus* are evidenced ; the botanical chronology is compared with that of other sequences of the mid- and upper Quaternary.

I. — INTRODUCTION

La région lyonnaise a été entièrement modelée par l'action des glaciers et par celle de leurs eaux de fusion. La morphologie peut se subdiviser en trois grandes régions (voir carte) :

— A l'est, les cordons frontaux des moraines internes de Grenay dominent l'ombilic terminal de la vallée de la Bourbre laissé en place par la fusion du dernier glacier alpin.

— Au centre, s'opposent deux secteurs différents constitués respectivement, au Nord par le plateau morainique des Dombes parsemé de quelques dépressions naturelles dont la plus grande est le marais des Échets, au Sud par les grands couloirs fluvio-glaciaires de l' « Est lyonnais » séparés par les collines dites « radiales » à cœur mollassique et revêtement morainique.

— Enfin, à l'Ouest, de Montanay à Givors, apparaît une nouvelle zone compliquée de moraines frontales dites « externes » dominant la dépression périphérique qui s'étend du Nord-Ouest de Lyon à Givors.

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, ERA CNRS nº 404, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex.

** Laboratoire de Radiocarbone, Département des Sciences de la Terre, LA CNRS nº 11, 43, bd du 11 Novembre, 69621 Villeurbanne.

*** Laboratoire Rhodanien de Géomorphologie, LA CNRS nº 260, 74, rue Pasteur, 69007 Lyon.

**** Institut Dolomieu — Géologie et Minéralogie, Université de Grenoble I, Rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble Cedex.

Source : MNHN, Paris

A. — Cadre morpho-stratigraphique

1. *Historique*

Presque tous les auteurs depuis A. Penck en passant par Ch. Deperet, F. Roman, M. Thoral puis, plus récemment Y. Bravard, F. Bourdier et M. Gigout, s'accordent pour voir dans la région lyonnaise l'action d'au moins deux, voire trois glaciers successifs. Le dernier, le glacier würmien, aurait édifié les moraines internes de Grenay et serait responsable des grands couloirs fluvio-glaciaires de l' « Est-lyonnais » qui ont découpé en lanières les moraines d'ablation abandonnées par un glacier plus ancien. Pour Ch. Deperet (1913), F. Roman (1926) et L. Donciieux (1913), il y aurait eu successivement à Lyon un glacier mindélien qui aurait construit les grands cordons morainiques externes de Sathonay à Fourvières et à Millery et dont les eaux de fusion se seraient écoulées par la vallée périphérique de Vaise à Givors, tandis que le glacier rissien, de moindre extension, serait resté cantonné en rive gauche du Rhône et en contrebas des Dombes.

A. Journaux (1956) puis M. Gigout (1969) reprennent, en ne la modifiant que très peu, cette ancienne interprétation. F. Bourdier (1963) pense aussi à deux glaciations lyonnaises qu'il rattache au Riss et au Mindel ou à deux épisodes de la glaciation de Riss séparés par un grand interstade.

Au contraire, L. David (1967) reprenant l'hypothèse mono-glacialiste de A. Jayet (1966) pense que tout le glaciaire lyonnais ne s'explique que par une seule grande avancée, celle du Würm, suivie d'un grand nombre de stades de retrait dont le cinquième et dernier correspond aux moraines internes de Grenay et le deuxième aux moraines externes de Fourvières.

2. *Les données nouvelles* (P. Mandier, 1979)

Elles permettent de reconnaître que plusieurs glaciers ont atteint successivement la région lyonnaise et ont fossilisé soit d'anciennes terrasses, soit des moraines. Dans de nombreuses petites coupes, il est possible de reconnaître des paléosols enfouis permettant d'attribuer cette succession non pas à différents stades d'oscillation d'un seul et même glacier mais à deux glaciations distinctes. Trois coupes fondamentales permettent de le montrer.

La première coupe est celle de Solaise où une carrière de 50 m de dénivellation permet de mettre en évidence la superposition de deux complexes (moraine sur fluvio-glaciaire) séparés par un paléosol d'origine incertaine (interglaciaire ou interstadiaire), parce que tronqué.

En revanche, dans la coupe du terrain de sports de Sérézin située immédiatement au Sud de la précédente, un paléosol de 1,6 m, enfoui sous une moraine calcaire, épais et développé au détriment de cailloutis sous-jacents avec argilification importante de la matrice, est d'origine interglaciaire vraisemblable.

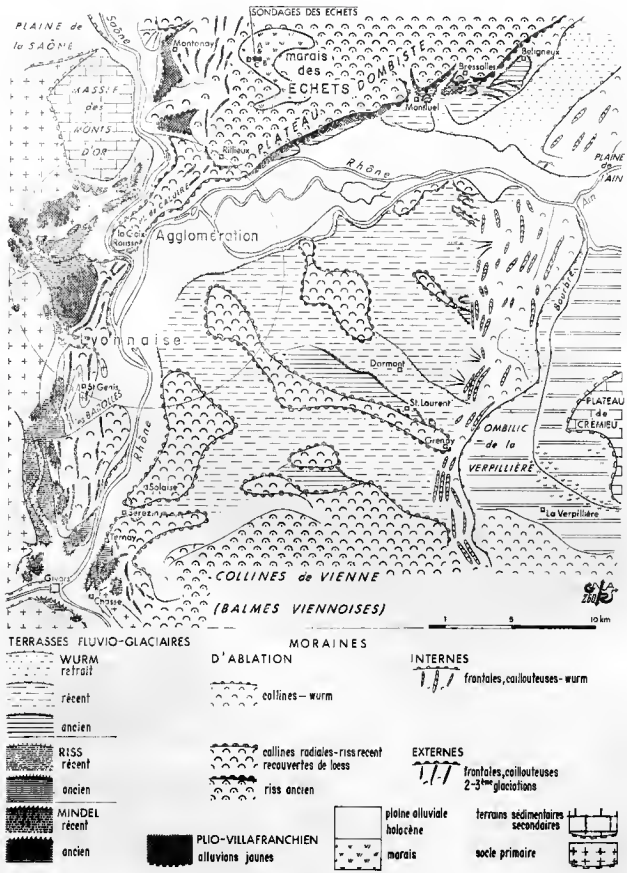
La troisième coupe, située dans le lotissement récent de Ternay-Villeneuve, montre un paléosol différent (par son épaisseur, son degré de rubéfaction et ses caractères pétrographiques) du précédent, raviné et fossilisé par une moraine corrélable avec les cailloutis sous-jacents au paléosol de la coupe précédente et établi sur la terrasse dite de Ternay. Ces coupes n'intéressant que les moraines externes, quatre glaciations auraient atteint le piémont lyonnais :

— la glaciation de Grenay (Würm) restée localisée à 20 km à l'Est de Lyon (moraines internes) ;
— la glaciation correspondant aux moraines supérieures de Sérézin et de Solaise ;
— la glaciation correspondant aux cailloutis inférieurs de Sérézin et de la moraine de Ternay-Villeneuve ;
— la glaciation qui serait responsable de l'édification de la terrasse de Ternay.

3. *Situation du marais des Échets dans le Quaternaire lyonnais*

Situé dans la partie sud-ouest morainique du plateau des Dombes, au sein du complexe des moraines externes, à 4 km cependant de leur ride la plus occidentale, le marais des Échets correspond

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

sans doute à un petit surcreusement par un lobe de glace. Comme le glacier würmien est demeuré en contrebas de ce plateau, l'histoire de la végétation dont témoigne le contenu sporopollinique du remplissage sédimentaire de cette dépression est susceptible d'apporter des indications chronologiques précises sur les différents épisodes mis en évidence par les observations concernant les moraines externes et évoquées ci-dessus.

B. — Description du marais

La dépression des Échets, en forme de gigantesque S, a une superficie de plus de 1 300 ha et correspond à un ancien lac dont le remblaiement, à partir d'un bassin-versant de 4 100 ha, est à peu près totalement achevé, à l'exception de la partie centrale de la cuvette. Commencés par Philippe de Savoie en 1481, les travaux d'assèchement n'ont été complétement achevés que très récemment (1968-1971). La superficie couverte par la tourbière holocène ne représente que 120 à 130 ha, soit le dixième de la surface potentielle du lac, ce qui prouve que celui-ci était en grande partie comblé à la fin du Würm. Le remplissage tourbeux le plus épais (2 à 5 m) n'occupe qu'une surface restreinte (50 ha) qui est encore exploitée aujourd'hui. J. Gourc, qui a reconnu par sondage cette partie centrale de la tourbière, en a effectué la première analyse pollinique dont les résultats ont été publiés sous forme d'un diagramme dans la Revue de Géographie de Lyon en 1936.

C. — Historique des sondages

Dans le centre du marais trois tentatives pour toucher le fond morainique furent vouées à l'échec :

— en 1976 une sonde manuelle soviétique ne put dépasser 9 m (diagramme I) ;

— au printemps 1978 un carottier Smith jumelé avec le système de treuil du Laboratoire Rhodanien de Géomorphologie n'est pas descendu plus bas que 12,40 m ;

— à l'automne de la même année, une sonde hélicoïdale du Laboratoire de Géologie appliquée de Grenoble, montée sur engin automobile, buttait à 22 m (diagramme II).

C'est alors qu'une série de sondages exploratoires à la périphérie du marais furent tentés :

— en octobre 1978, la sonde hélicoïdale ne pouvait dépasser 21 m, mais l'intérêt du diagramme pollinique (diagramme III) nous incitait à persévérer ;

— au printemps 1979, à 20 m au Sud, N. A. Morner mit en œuvre le « swedisch foil piston corer » sans pouvoir l'enfoncer plus bas que 11 m (diagramme IV) ;

— immédiatement après cet échec, une ultime tentative avec la sonde hélicoïdale permettait d'atteindre le contact entre le remplissage lacustre et les dépôts morainiques de base à 29 m de profondeur (base des diagrammes IV et V).

Comme nos propres moyens techniques n'étaient pas adaptés au sondage dans ce très vaste marais ni à la nature de son remplissage, ne peuvent être présentés pour l'instant que des résultats stratigraphiques et palynologiques encore fragmentaires.

Cependant, notamment grâce à l'occurrence de datages 14C, ils comportent suffisamment d'informations pour qu'une première présentation se justifie.

II. — DESCRIPTION SOMMAIRE ET CORRÉLATIONS ENTRE LES DIAGRAMMES

Le premier diagramme montre deux parties séparées par une passée qui s'est avérée résolument stérile correspondant à des niveaux cendreux sous-jacents à la tourbe ; elle pourrait correspondre à un niveau de combustion ou d'émersion.

Source : MNHN, Paris

LES ECHETS, I

Ain. Altitude 267 m.

Source : MNHN, Paris

La partie supérieure présente un Holocène classique qui débute dans le Boréal.

La partie inférieure a été rapportée au Dryas ancien. Les spectres sont d'une grande homogénéité et sont le reflet d'une végétation steppique froide et sèche ; le taux du pollen d'arbres ne dépasse que rarement 20 %. Ce n'est que vers la fin de cette période que s'observent une chute de la courbe des *Artemisia* et une augmentation de la représentation de *Pinus* qui sont le signe d'une première amélioration climatique, peut-être le début du Bølling. La lacune recouvrirait donc tout le Tardiglaciaire et le début de l'Holocène.

Ce diagramme est relayé vers le bas par le diagramme 2 qui porte trois datages absolus dans une période du plus haut intérêt, de 16 250 ± 480 B.P. (Ly 1908) à 6,6 m à 24 300 ± 1 100 BP (Ly 1798) à 19,8 m. Sur toute la hauteur du profil de — 22 m à — 6 m, les 106 spectres réalisés sont d'une étonnante monotonie et rappellent beaucoup ceux du Dryas ancien du diagramme précédent. La courbe de *Pinus* dont les fréquences varient parfois du simple au triple mais dont les pourcentages sont toujours inférieurs à 40, oscillant surtout autour de 15, peut être considérée comme plate puisque des variations de cet ordre observées dans une zone de faible représentation du taxon sont sans signification botanique (H. Triat, 1978). L'ensemble du diagramme est à rapporter à un pléni-Würm où ne peuvent objectivement être décelés ici aucun des interstades décrits, il est vrai dans des grottes, pendant cette période (Lascaux 17 500 B.P., Laugerie 19 500 B.P., Tursac 23 500 B.P., Würm III-IV : A. Leroy-Gourhan, 1968, M.-M. Paquereau, 1978).

A ce diagramme fait suite vers le bas l'ensemble des diagrammes 4 et 5. La succession « minimum de *Pinus* contigu d'un maximum d'*Artemisia* et d'une présence d'*Isoetes* suivi de la présence simultanée de *Larix* et *Picea* avec maximum de *Pinus* » permet de situer le niveau daté 32 100 $\frac{-1800}{-2300}$ B.P. (Ly 1910) en D3 avec les niveaux 9 m ou 10,50 m de D4, la plus grande partie ou la totalité de D2 se situant forcément au-dessus de ce dernier.

Les quatre mètres superficiels du sondage correspondant à D4 constitués de sables oxydés n'ont pas livré de pollen. Le repère relatif que constitue la profondeur indique que le niveau daté en D3 correspond plutôt au niveau 9 m de D4.

Jusque vers — 12 m le diagramme 4 a été découpé en sous-zones à la vue des courbes de *Pinus* et *Artemisia* qui sont en anticoïncidence, sauf entre — 7 m et 8,8 m dans la sous-zone VIIi qui semble correspondre simultanément à de hautes valeurs moyennes pour les fréquences de ces deux taxons. Il s'agit, jusqu'en VIIe compris, de spectres qui évoquent une végétation steppique, assez peu différents de ceux des diagrammes précédents avec des épisodes qui affectent essentiellement *Pinus* et *Artemisia*.

Les phénomènes sont profondément différents dans les sous-zones VII d et VII b dans lesquelles apparaissent simultanément le pollen de *Picea* en courbe continue avec des fréquences de l'ordre de 5 % et celui de *Larix* dont on connaît (J. L. de Beaulieu, 1977) le faible pouvoir de dispersion (un stomate de feuille de *Picea* ayant été rencontré à 13,4 m lors du maximum de l'espèce, la présence d'îlots forestiers comportant les deux espèces sur place est très vraisemblable). Dans les spectres de ces épisodes, le cortège steppique ne disparaît pas et les *Artemisia*, *Thalictrum*, *Helianthemum*, Chénopodiacées, *Plantago* sont toujours présents en faibles pourcentages. La présence d'îlots forestiers « *in situ* » de *Picea* et peut-être *Larix* témoigne, pendant ces époques, au moins d'une nette diminution de l'aridité. Les spectres de la zone VIIa évoqueraient à nouveau une végétation steppique froide du Pléniglaciaire.

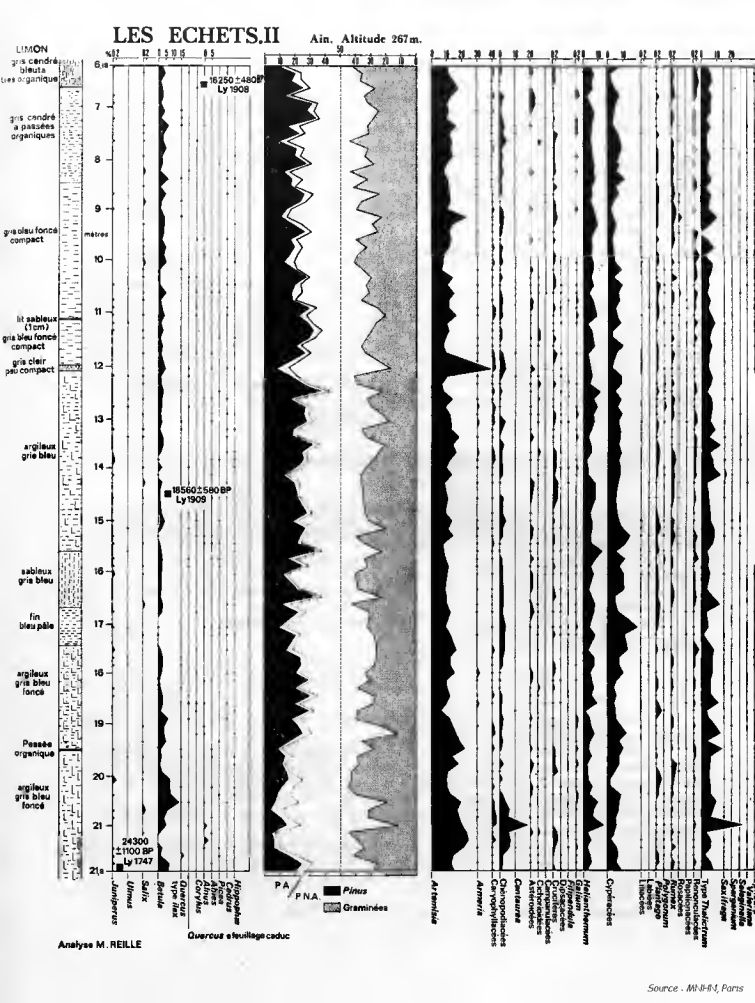
Le diagramme 5 de 17 à 25,5 m est en continuité avec le précédent. Il relate des faits botaniques beaucoup plus variés et compliqués que ceux examinés jusqu'à présent. Nous y avons reconnu six zones polliniques (les deux premiers spectres 16,97 et 17 sont à rapporter à la zone VIIa du diagramme précédent). Les spectres des zones I et III, avec de forts pourcentages d'*Artemisia* et de steppiques et un faible taux de pollen d'arbres dû essentiellement à *Pinus* sont à rapporter à des périodes glaciaires.

Les zones II et IV qui montrent des spectres nettement forestiers avec une complexité comparable à celle de l'Holocène ne peuvent être rapportées qu'à des périodes interglaciaires.

Quelques points de détail méritent d'être discutés :

— les spectres de la sous-zone Ia associent assez curieusement un imposant cortège de steppiques avec du pollen de Cypéracées et d'arbres forestiers en faibles fréquences : *Carpinus*, *Quercus*, *Corylus*,

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Picea. Ce mélange est peut-être naturel si l'on considère que les spectres de cette époque renferment aussi beaucoup de spores d'Algues, mais aussi de Champignons et de Ptéridophytes qui semblent indiquer des périodes d'émersion, donc un dépot sédimentaire très lent ;

— l'épisode à *Artemisia* de la sous-zone 11c qui commence aussi par un maximum d'*Abies* et de *Picea* pose un problème qui ne peut être résolu qu'en invoquant l'existence de mélanges ; ces mélanges qui intéressent aussi la zone 11g sont trop importants et surtout trop complexes pour être imputés au seul procédé de sondage. Il peut s'agir de mélanges naturels liés à une sédimentation complexe dont l'étude va être menée par l'un d'entre nous (P. MANDIER) et dont témoigne aussi la rapide succession des maximums de *Quercus, Carpinus, Betula*.

A l'évidence, toute cette zone 11 qui ne s'étend que sur 2 m doit être affectée de longues et nombreuses laeunes ;

— les zones IV, V, VI intéressent peut-être la même période tempérée : la sous-zone IVd ayant un caractère intermédiaire, encore plus accusé dans la zone V, vers une végétation froide et steppique alors que la zone VI, qui voit le retour de *Betula* et *Picea* et le reeul des steppiques, correspond à une végétation de caractère tempéré. Ces faits sont tout à fait identiques à ceux que condense le petit diagramme 3, le hiatus du diagramme 5 pouvant être assimilé à la sous-zone IVb de D3, très homogène vis-à-vis de celles qui la jouxtent.

En D5, où le sondage a atteint — 29 m, les argiles compactes passant à du sable puis des graviers morainiques inférieurs à 25,5 m n'ont pas livré de pollen.

III. — TENTATIVE D'INTERPRÉTATION CHRONOLOGIQUE ET PALÉOCLIMATIQUE

La présentation des diagrammes ayant établi une zonation pollinique locale, il s'agit de tenter de replaeer les événements enregistrés aux Échets dans la chronologie du Quaternaire, préliminaire indispensable à toute considération paléoclimatique.

Il n'y a pas d'équivoque quant à l'appartenanee au cycle würmien de la partie sommitale du remplissage, tourbe exeeptée, jusqu'à — 17 m en D3 et D4.

Mais plus bas, la superposition de deux périodes tempérées intercalées entre des phases froides pose un problème.

Aussi bien convient-il d'appliquer la méthode qui eonsiste à eomparer les Échets avec des séquences similaires déjà eonnues et datées.

A. — Problèmes chronologiques généraux

Cette démarche conduit à un dédale d'hypothèses car la chronologie du début du Quaternaire moyen traverse une phase aiguë de remises en question.

Ces remises en question sont d'ailleurs le fait de la multiplication des séquences polliniques eoneernant eette période, soit plus ou moins courtes, eomme en Allemagne du Sud et en général en Suisse, soit très longues, comme à la Grande Pile (G. WOILLARD, 1978) et à Meikirch (M. WELTEN, 1976), séquences qu'il était impossible de faire entrer dans le moule de la chronologie elassique.

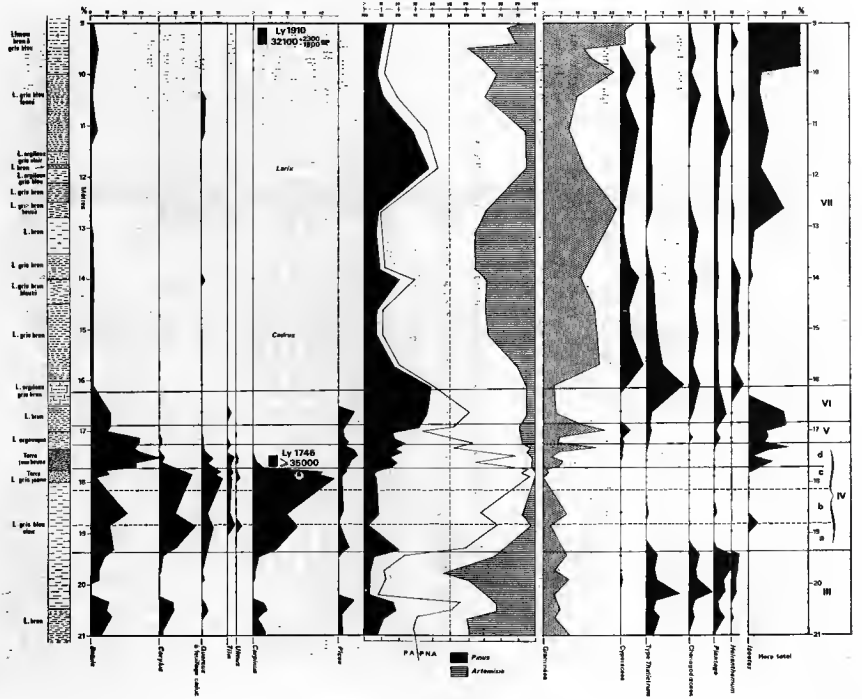
Ce sur quoi tous s'accordent, botanistes comme géologues, c'est qu'il y eut au Quaternaire davantage de cycles d'alternance que les six cycles classiques.

Au niveau des ultimes épisodes ayant précédé la dernière glaciation, les carottes marines et les longues séquenees continentales de Tenagi-Philippon (T. A. WIJMSTRA, 1969) et la Grande Pile (G. WOILLARD, 1978) donnent à croire qu'il y a eu trois phases interglaciaires séparées par de brèves périodes glaciaires.

En Europe, cette trilogie peut être interprétée de trois façons.

Source : MNHN, Paris

LES ECHETS III. Ain. Altitude 267 m.



Analyses J. L. de Beaulieu

Source MNHN, Paris

a. *Chronologie étendue vers le haut*

L'interglaciaire inférieur serait le Riss-Würm ou l'Eémien, les épisodes chauds supérieurs correspondant aux interstades du début du Würm (Amersfoort et Brorup, N. W. Zagwijn 1961) qui acquièrent alors le statut d'interglaciaire (c'est ainsi que la séquence Tenagi-Philippon est interprétée par Wijmstra).

b. *Dilatation du dernier interglaciaire*

Les trois épisodes chauds et les deux phases glaciaires qu'ils encadrent seraient à placer dans l'intervalle de temps autrefois dévolu à un seul dernier interglaciaire (Eémien).

c. *Chronologie étendue vers le bas*

Le ou les deux épisodes interglaciaires inférieurs pourraient être reculés dans le temps et prendraient place, dans la chronologie alpine, entre le Mindel-Riss et le Riss-Würm.

En outre, il faut noter que B. Frenzel (1978), après avoir comparé l'évolution des végétations dans les séquences interglaciaires du Nord de l'Allemagne et du Piémont bavarois, est arrivé à la conclusion que l'Eémien du domaine de la glaciation scandinave et le Riss-Würm du domaine de la glaciation alpine n'étaient pas synchrones, le Riss-Würm étant plus récent que l'Eémien.

B. — Discussion de la séquence chronologique des Échets

Qu'en est-il de la séquence des Échets dans le cadre de cette hypothèse ?

a. *Chronologie étendue vers le bas*

Cette hypothèse est la plus aisée à corréler avec les données géologiques locales.

Le marais des Échets apporterait alors la confirmation des théories de B. Frenzel adoptées par G. Woillard à la Grande Pile, selon lesquelles l'Eémien est antérieur au Riss-Würm.

Cependant se pose alors la question de l'identification des interstades du début du Würm. La zone VI ou l'ensemble des zones VI, VIIb et VIId pourrait sans doute être rapporté à ceux-ci. Mais dans le Grésivaudan par W. Gremmen P. M. (*in* Grootes, 1977), en Suisse par M. Welten (1976) qui considère qu'après une phase de froid intense succédant immédiatement au Riss-Würm existe un grand complexe interstadiaire (« T1-T2 = Frühwürm Interstadiale »). Dans les deux régions les spectres polliniques présentent un cortège floristique diversifié, évoquant un climat plus tempéré que celui qui régnait aux Échets lors des époques caractéristiques des zones VI et surtout VIIb et VIIc.

Parallèlement, aux Échets il n'y a pas de trace évidente des phases décrites à la Grande Pile sous les noms de St-Germain II et Lanterne 1 (avec ses trois interstades d'Ognon 1, II, III).

Donc, si l'on veut adopter l'hypothèse chronologique longue, il faut soit admettre que le Würm initial et notamment ses interstades ont connu un climat froid, ce qui revient à remettre en question la datation des séquences suisses et savoyardes, soit faire intervenir aux Échets un hiatus couvrant tout le début du Würm. Cette première hypothèse peut paraître gratuite, mais la nature des sédiments au sommet de la phase à *Carpinus* et *Corylus* IVc (limon terreux riche en débris de mousse) évoque une phase sinon d'émersion, du moins de très basses eaux.

b. *Chronologie étendue vers le haut*

Dans ce cas l'Interglaciaire inférieur (Z. II) aurait valeur de Riss-Würm, la zone III serait la première phase froide du Würm et les zones IV, V, VI constitueraient l'ensemble interstadiaire du Würm ancien, et les petits interstades VIIb et VId, sûrement antérieurs à 32 000 B.P., prendraient place dans le « mesoWürm ».

Source : MNHN, Paris

LES ECHETS . IV

Ain. Altitude 267m.

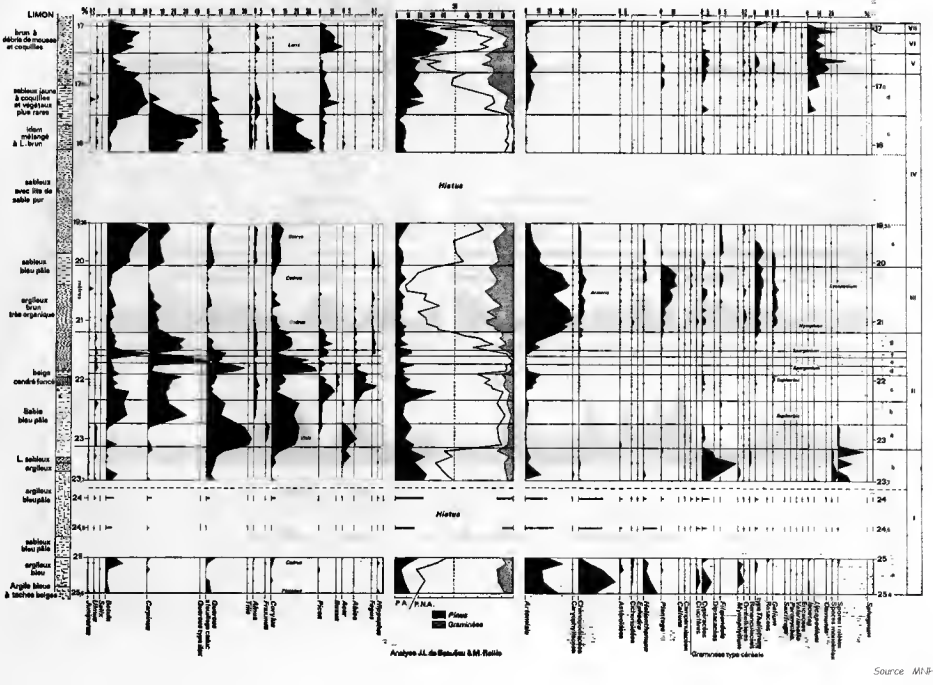
Analyse J.L. de Beaulieu & M. REILLE

Pinus

Graminées

Quercus à feuillage caduc

Source : MNHN, Paris


LES ECHETS. V
Ain. Altitude 267 m
LIMON
brun à débris de mousses et coquilles
sableux jaune à coquilles et végétaux plus rares
idon mélange à L. brun
sableux avec lits de sable pur
sableux bleu pâle
argileux brun très organique
beige cendré foncé
Bebie bleu pâle
L. sableux argileux
argileux bleu pâle
sableux bleu pâle
argileux bleu
Argile bleue à taches beiges
Hiatus
Hiatus
P.A./P.N.A.
Pinus
Graminées
Analyses J.L. de Beaulieu & M. Reille
Source MNHN Paris

Cette hypothèse s'accorde bien avec les conceptions de M. Welten selon lesquelles il y a eu dans le domaine alpin une forte avancée glaciaire immédiatement après le Riss-Würm ; elle pourrait, à condition d'admettre une corrélation entre la zone IV de D5 et St-Germain II de la Grande Pile, s'accorder avec la chronologie proposée par N. A. Morner (1979) pour cette dernière séquence.

Cependant, dans ce cas, les Échets constitueraient le seul site où une telle extension de la forêt à *Carpinus* dominant se serait développée durant un interstade du Würm ancien, ce qui est un fait singulier.

Il serait possible d'évoquer d'autres hypothèses intermédiaires entre ces deux extrêmes ; un tel exercice ne deviendra utile que lorsque des sondages irréprochables et plus proches du centre du marais auront été réalisés, permettant de préciser la stratigraphie, comblant les lacunes et permettant des analyses polliniques plus serrées ainsi qu'un ensemble d'investigations sédimentologiques géochronologiques et paléomagnétiques qui, sans aucun doute, élucideront bien des questions encore pendantes. Mais d'ores et déjà le marais des Échets apporte des informations de tout premier plan sur l'histoire de la végétation et du climat quaternaires du sillon rhodanien.

a) Les variations des taux moyens des Armoises et des Graminées semblent permettre la distinction entre le Dryas ancien (début du Tardiglaciaire) et le Würm récent (dernier Pléni-Würm), le premier étant plus riche en Armoises.

b) Au moins depuis environ 24 000 B.P. jusqu'à la fin du Dryas ancien, il n'est enregistré aucune oscillation des courbes polliniques qui puisse évoquer la moindre amélioration climatique correspondant à d'éventuels interstades.

c) Au Würm récent dont les courbes polliniques sont étales s'oppose un Würm moyen caractérisé par des oscillations des seules courbes des fréquences de *Pinus*, en anticoïncidence avec celle des *Artemisia*. Ces oscillations ont sans doute une valeur climatique et les études ultérieures diront s'il est possible de les corréler avec des interstades connus.

Contrairement à ce que l'on observe à la Grande Pile, *Betula* est très effacé durant cette période.

d) Enfin, trois phases, à rapporter soit au Meso-Würm soit à l'Eowürm, sont caractérisées par un faible développement, dans les environs des Échets, de *Picea* et *Larix*.

e) Il n'y a pas lieu de revenir sur les incertitudes chronologiques concernant la base du remplissage. Du point de vue strictement biogéographique les « interglaciaires » des Échets sont, quant à leur évolution floristique, de la même famille que ceux qui ont été décrits plus au Nord en Europe, avec notamment d'importantes phases à *Carpinus*.

Au total, l'intérêt du marais des Échets pour l'histoire climatique du Quaternaire rhodanien est double :

— d'une part, il révèle deux interglaciaires qui, quel que soit leur âge, démontrent au moins que les moraines externes résultent d'une histoire complexe antérieure au Würm ;

— d'autre part, il contient une séquence würmienne d'une exceptionnelle continuité.

BIBLIOGRAPHIE

Beaulieu, J.-L., de (1977). — Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 29 fig., 39 diag. h.t.

Bourdier, F. (1961). — Le Bassin du Rhône au Quaternaire. Géologie et Préhistoire C.N.R.S. Paris, 1 vol., 364 p. + 1 vol. 297 fig.

Bravard, Y. (1963). — Le Bas-Dauphiné, Recherches sur la morphologie d'un Piémont alpin. Allier, Grenoble, 504 p., 63 fig., XX pl.

Source : MNHN, Paris

David, L. (1967). — Formations glaciaires et fluvio-glaciaires de la région lyonnaise. *Doc. Labo. Géol. Fac. Sc. Lyon* nº 22, 37 fig., 23 pl.

Déperet, Ch. (1913). — L'histoire fluviale et glaciaire de la vallée du Rhône aux environs de Lyon. *C. r. Acad. Sc. Paris*, t. 171 : 532-534 et 564-568.

Doncieux, L. (1912-1913). — Feuille de Lyon. Formations glaciaires au Sud-Est de la feuille : terrasses quaternaires vers Vienne et Chasse. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, T. 22, nº 133 : 90-100.

Frenzel, B. (1978). — La stratigraphie du Pléistocène dans le sud de l'Allemagne. Table Ronde « Problèmes de Stratigraphie du Quaternaire en France et dans les pays limitrophes » Dijon. Document polygraphié, 9 p, 4 tableaux.

Gigout, M. (1969). — Recherche sur le Quaternaire du Bas-Dauphiné et du Rhône moyen. *Mémoires du B.R.G.M.*, nº 65, 91 p., 19 fig., 1 pl. h.t.

Gourc, J. (1936). — La méthode pollenanalytique et son application à l'étude des temps post-glaciaires. « Les Études Rhodaniennes ». *Revue de Géographie régionale*, XII, nº 1-2 : 63-81.

Jayet, A. (1966). — Réaumé de géologie glaciaire régionale. Jayet Édit. Genève, 53 p., 29 fig., 2 phot.

Grootes, P. M. (1977). — Thermal diffusion isotopic enrichment and radiocarbon dating beyond 50 000 years B. P. VRB-Groningen, 221 p.

Journaux, A. (1956). — Les plaines de la Saône et leurs bordures montagneuses. Étude morphologique. Caron Impr., Caen, 525 p., III 6g., 35 photos, 5 pl. h.t.

Leroi-Gourhan, A. (1968). — L'abri du facteur à Tursac (Dordogne). III. Analyse pollinique. *Gallia Prehistoria*, Paris, 11, nº 1 : 123-132, 2 6g., 1 pl., 1 diag.

Leroi-Gourhan, A. (1968). — Dénomination des oscillations würmiennes. *Bull. A.F.E.O. Paris*, 17, p. 281-287, 1 tabl.

Mandier, P. (1979). — Essai de corrélation des formations quaternaires de la moyenne vallée du Rhône du Lyonnais au Valentinois. *Bull. du Lab. Rhodanien de Géomorphologie*, 6 : 13-44, 9 fig., 3 tabl.

Morner, N. A. (1979). — The Grande Pile paleomagnetic/paleoclimatic record and the european glacial history of the last 130 000 years. Document polygraphié, 6 p.

Paquereau, M.-M. (1978). — Chronologie palynologique du Pléistocène dans le sud-ouest de la France. Table Ronde « Problèmes de stratigraphie du Quaternaire en France et dans les Pays limitrophes ». Dijon. Document polygraphié, 9 p., 4 tabl.

Penck, A. (1906). — Les Alpes Françaises à l'époque glaciaire. *Trav. Lab. Géol. Université Grenoble*, t. 8 : 111-267, 8 fig., 2 cartes.

Roman, F. (1926). — Géologie lyonnaise. P.U.F. Édit. Paris, 356 p., 56 6g.

Thoral, M. (1951). — Quelques observations relatives aux formations glaciaires et périglaciaires de la région lyonnaise. *Bull. Carte géol. France*, nº 232, t. XLIX, : 1-30, 2 6g.

Triat-Laval, H. (1978). — Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 243 p., 34 fig., 5 tabl., 29 diag. h.t.

Welten, M. (1976). — Das Jüngere Quartär im nördlicher Alpenvorland der Schweiz auf Grund pollenanalytischer Untersuchungen. Guide de l'excursion du projet IGCP 73/1/24 « Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere », septembre 1976, p. 54-75, 10 diag.

Wijmstra, T. A. (1969). — Palynology of the 6rst 30 meters of a 120 m deep section in northern Macedonia. *Acta Bot. Neerl.*, 18 (4) : 511-527.

Woillard, G. M. (1978). — Grande Pile peat bog : a continuous pollen record for the last 140 000 years. *Quaternary Research*, 9 : 1-21, 9 fig.

Zagwijn, N. W. (1961). — Vegetation, climate and radiocarbon datings in the Late Pleistocene of the Netherlands. Part 1 : Eemian and Early Weichselian. *Mem. Geol. Found. Netherlands* N. S., 14, 15.

Source : MNHN, Paris

EXEMPLE D'ÉVOLUTION PALÉOCLIMATIQUE AU PLÉISTOCÈNE TERMINAL ET A L'HOLOCÈNE AU SHABA (ZAIRE)

PAR

M'BENZA-MUAKA * et E. ROCHE **

Résumé. — Les études actuellement en cours sur la géomorphologie et la palynologie du quaternaire du Shaba ont montré que l'environnement au Pléisotcène terminal et à l'Holocène présente l'évolution suivante :

avant 12 000 B.P. sous un climat plus froid et plus sec que l'actuel se développaient des steppes et des savanes herbeuses.

après 12 000 B.P. le réchauffement et l'humidification du climat ont favorisé l'extension des forêts claires. Celles-ci subissent actuellement une forte dègradation d'origine anthropique.

Summary. — Both geomorphological and palynological studies actually done in Shaba (Zaïre), shown that the environment at the upper Pleistocene and during Holocene evoluated as following :

before 12 000 B.P. under a colder and drier climate than the present, vegetation was made of grassland and savana.

after 12 000 B.P. the increasing of temperature and wetness, leaded to the extension of woodland which is nowadays greatly degradated by the human activities.

L'étude que nous entreprenons s'inscrit dans le cadre d'un essai de synthèse que nous voudrions réaliser au Shaba (Zaïre) sur la stratigraphie du Quaternaire par l'utilisation principalement des méthodes palynologiques.

Deux sites ont déjà été étudiés (Fig. 1), La Kamoa et la Haute Luilu ; pour chaque site on a tenté de corréler les données géomorphologiques aux résultats d'analyses palynologiques des sédiments.

Un troisième site, celui de la Lupembashi, fait l'objet du présent travail. Nous tracerons un aperçu général sur la géomorphologie du site, nous dresserons et commenterons un diagramme pollinique des sédiments récents et nous tenterons un essai d'interprétation sur l'évolution paléoclimatique du Quaternaire terminal au Shaba en essayant de corréler les résultats de trois sites.

Aperçu géomorphologique

La « plaine » de la Lupembashi (Fig. 2) se raccorde au palier supérieur de la « plaine » de la Lufira qui est une large dépression bordée par les hauts plateaux de Kibara au Nord, des Kundelungu à l'Est, des Biano à l'Onest et de la Kando au Sud et qui est divisée en deux paliers par des bourrelets de crêtes appalachiennes, les monts Koni et Dipompa.

* Laboratoire de Géomorphologie intertropicale, Université de Liège, Belgique.
** F.N.R.S. Musée de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique.

Source : MNHN, Paris

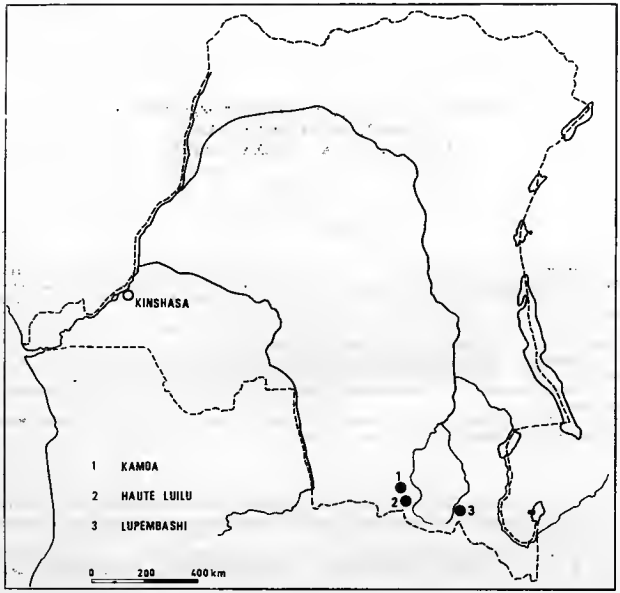
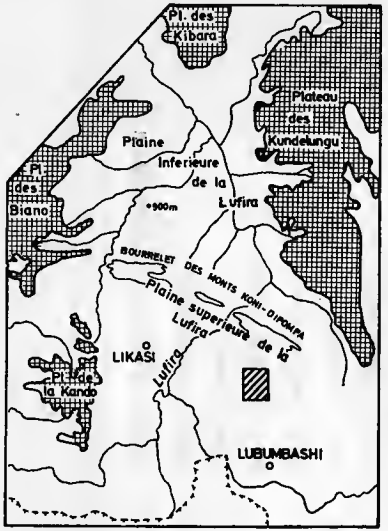


FIG 1 LOCALISATION DES SITES AU SHABA (ZAIRE)

Cette « plaine » de la Lupembashi est en fait une dépression évasée à fond plat drainée principalement par la rivière Lupembashi et recouverte d'alluvions de nature différente qui reposent, en pente très douce, sur un substratum schisto-gréseux à fines intercalations calcaires. Des termitières aplaties et des bourrelets de levées naturelles alignées en croupes surbaissées y forment l'essentiel du microrelief.

Sur cette topographie presque plane, la rivière Lupembashi incise ses alluvions jusqu'à la roche en place dans le secteur amont du coude de la Mimbwa, alors qu'une faible incision souligne à peine son lit dans le secteur aval où la rivière se perd ensuite dans une zone marécageuse. L'action différentielle de la rivière sur les alluvions paraît, à notre avis, être l'un des processus géomorphologiques le plus

Source : MNHN, Paris



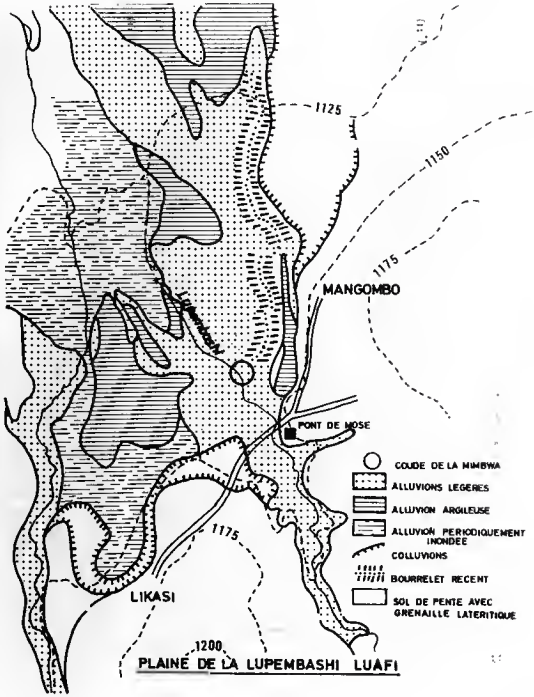
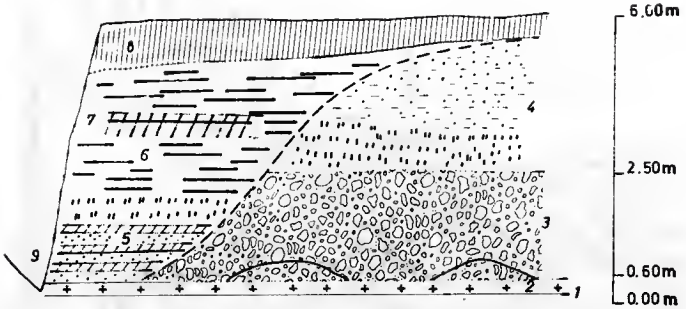


Fig. 2.

Source MNHN, Paris



COUPE SCHEMATIQUE DU PONT DE MOSE

1 NIVEAU DE LA LUPEMBASHI

2 ROCHE EN PLACE

3 CAILLOUTIS HETEROGENE INDURE AVEC LENTILLES

4 DEPOT LIMONEUX

5 DEPOT DE SABLE STRATIFIE

6 DEPOT LIMONEUX RUBEFIE

7 NDAGA (TERRE CUITE)

8 LEVEE NATURELLE

9 INCISION ACTUELLE DE LA LUPEMBASHI

FIG. 3.

Source : MNHN, Paris

marquant de la « plaine » qui attire l'attention. Le point de changement dans la dynamique apparente de la rivière se situe dans la zone du coude de la Mimbwa.

Cette rivière, ainsi que le montrent certains faits géomorphologiques, alignement de levées naturelles, méandres recoupés et suspendus, coulait autrefois dans le prolongement de la Lupembashi. Aujourd'hui, le lit de la Mimbwa est suspendu à près de 4 m au-dessus de la Lupembashi.

Ce brusque changement de l'action fluviatile paraît, en partie, s'expliquer par un déversement de la Lupembashi vers une zone plus basse de son lit majeur. Ce déversement aurait favorisé, en accentuant la pente de la rivière, une vigoureuse reprise d'érosion en amont conséeutive au remblaiement de la zone basse en aval du coude de la Mimbwa. L'aetion érosive liée à la phase elimatique actuelle (S. Alexandre-Pyre, 1967) a été renforeée par ce déversement pour expliquer l'importance de l'entaille que la Lupembashi a opérée dans ses alluvions.

L'évolution aneienne de la « plaine » paraît beaueoup plus liée directement aux influences climatiques ainsi que l'a montré J. Alexandre (1979) dans l'étude de la coupe du Pont de Mose (Fig. 3).

Cette coupe, visible sur $\pm$ 6 m de profondeur et une dizaine de mètres de largeur, le long de la berge droite de la Lupembashi, laisse apparaître trois eomplexes de dépôts suggérant une suecession de remblaiement et de déblaiement de la vallée, liée à des oscillations elimatiques du Quaternaire terminal.

Le premier complexe, un dépôt de eailloutis hétérogène induré repose sur la roche en plaee qui affleure à quelques dm du niveau aetuel de la Lupembashi. Ce dépôt aux éléments mal classés, peu ou pas émoussés, souligne une sédimentation de lit mineur sous conditions elimatiques xériques.

Le deuxième complexe est un dépôt des sédiments fins, gleyfiés dans la partie inférieure, rubéfiés dans la partie supérieure où on note également la présenee des grenailles latéritiques de formation, probablement in situ. Ce dépôt surmonte le eailloutis induré, il souligne un remblaiement de la vallée sous elimat à saisons contrastées.

Le troisième complexe, enfin, est eonstitué d'un dépôt de sable stratifié et gleyfié dans la partie basale reposant sur la roche en plaee, et de sédiments plus fins (plus limoneux) dans la partie sommitale dont le milieu est occupé par un « ndaga » (dépôt de terre euite). Le dépôt de sable stratigraphié est associé à des débris organiques dont un tronc d'arbre daté au C14 à $\pm$ 7 000 B.P. (J. Alexandre : communication orale). Une rangée des débris résiduels (grenailles latéritiques, fragments de quartz) soulignant un ancien versant de la berge, sépare les complexes I et II du complexe III, indiquant par le fait même qu'une ineision, probablement sous elimat de type elimat de savane, a précédé le remblaiement de la vallée par le dépôt du complexe III. Selon S. Alexandre-Pyre (*op. cit.*), ces phases d'incision des rivières sont fréquentes sous le elimat de savane actuelle.

Le dépôt du complexe III suggère un remblaiement sous eonditions elimatiques de forêt dense au départ mais qui auraient évolué ultérieurement vers un elimat moins humide, rendant même possible l'oeeupation humaine dans la vallée asséchée.

Un niveau brun foneé, reste de levées naturelles en raccord avec eelles de la Mimbwa, eouvre tout le sommet de la eoupe. Une profonde ineision entaille aetuellement tout le dépôt. Nous avons expliqué plus haut la signification de cette reprise d'érosion responsable de l'enfoncement du lit de la rivière qui tend à rétablir son profil d'équilibre.

Les données stratigraphiques de la coupe du Pont de Mose, bien qu'eneore fragmentaires, montrent quand même un rapprochement avee les schémas quaternaires proposés dans l'étude de certains sites de l'Afrique Centrale et Orientale. On sait qu'en Afrique Orientale, un elimat plus froid et plus sec à régné de $\pm$ 50 000 B.P. à $\pm$ 10 000 B.P. avec une légère oscillation plus ehaude vers $\pm$ 28 000 B.P. A partir de $\pm$ 10 000 B.P. et jusqu'à $\pm$ 7 000, se développe une phase humide, puis le elimat tend vers ses eonditions aetuelles.

Pour l'instant, à défaut d'analyse palynologique de la eoupe du Pont de Mose, nous ne pouvons que eomparer eelle-ci à la séquenee de la Kamoa (Fig. 4) située un peu à l'ouest, étudiée en 1975 par J. Moeyersons et E. Roche.

Au site de la Kamoa, il a été établi qu'avant 12 000 B.P., le elimat devait être aride, les longues périodes sèches ne permettant le développement que d'une végétation xérique de type steppe herbaeée ou arbustive. Cette période (60 000 ? — 12 000 B.P.) paraît eorrespondre selon nous à la phase de dépôt

Source : MNHN, Paris

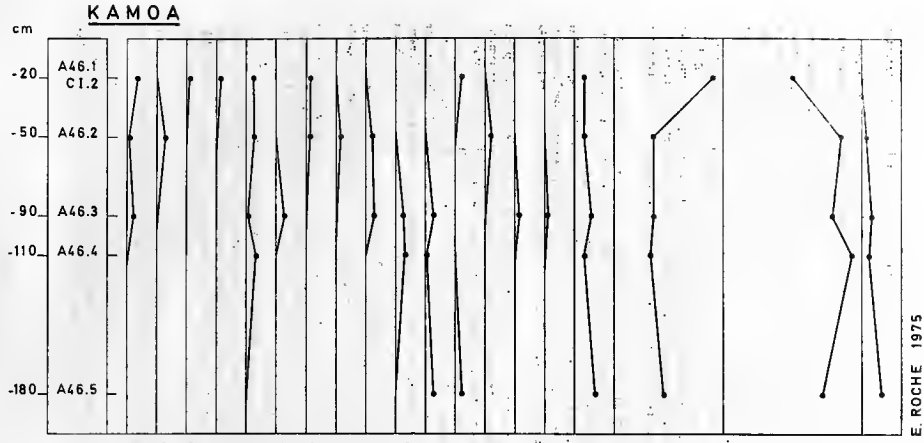


FIG. 4 - DIAGRAMME POLLINIQUE DU PROFIL DE LA KAMOA :

KAMOA

A 46.1 ± 500 B.P.
C I.2
A 46.2 ± 6 000 B.P.
A 46.3 ± 12 000 B.P.
A 46.4 antérieur à 12 000 B.P.
A 46.5 jusqu'à 50 000 B.P. ?

1. Brachytegia (Caesalpiniaceae). — 2. Eryfrophloeum (Caesalpiniaceae). — 3. Palmae. — 4. Syzygium (Myrtaceae). — 5. Euphorbiaceae. — 6. Markhamia (Bignoniaceae). — 7. Rhamnaceae. — 8. Diospyros (Ebenaceae). — 9. Oleaceae. — 10. Combretum (Combretaceae). — 11. Protea (Proteaceae). — 12. Justicia (Acanthaceae). — 13. Bocium (Labiae). — 14. Solanum (Solanaceae). — 15. Triumfetta (Tiliaceae). — 16. Camposeae. — 17. Pteridophytes. — 18. Gramineae. — 19. Concentricystes.

Source MNHN, Paris

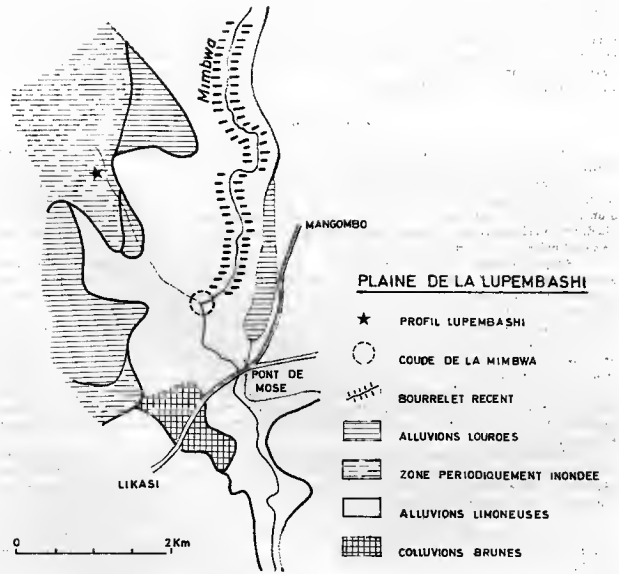


FIG. 5.

Source : MNHN, Paris

du premier complexe du Pont de Mose. Vers la fin de celle-ci, la Kamoa présentait une action érosive des pentes, mal protégées par une végétation pauvre, phénomène qui s'observe également au Pont de Mose à la limite entre les complexes I et II.

A partir de 12 000 B.P. et jusqu'à ± 7 000 B.P., la végétation évolue vers un stade moins ouvert. On assiste au développement de la forêt claire et à l'extension des forêts galeries. Les versants de la Kamoa, mieux fixés par la végétation, se stabilisent et la rivière entre dans une période d'alluvionnement. C'est le cas aussi au Pont de Mose où J. Alexandre a observé un remblaiement de la vallée sous un climat à alternances saisonnières. Ce climat connaît une oscillation humide vers 7 000 B.P., puis évolue vers un assèchement ainsi que le montrent le dépôt du troisième complexe du Pont de Mose et l'analyse palynologique des couches supérieures de la séquence de la Kamoa : la végétation assez ouverte (savane arborée) de 6 000 à ± 2 000 B.P. évolue ensuite vers un stade proche de l'actuel (extension de la forêt claire et des forêts galeries).

Le profil Lupembashi II

Les analyses palynologiques ont été faites sur des échantillons prélevés dans des sédiments de remblaiement de la zone aval du coude de la Mimbwa (Fig. 5).

Le profil de 3,50 m (Fig. 6) pratiqué dans les alluvions montre de la base au sommet un dépôt jaunâtre, peu compact, surmonté d'un niveau graveleux de près de 30 cm passant imperceptiblement à un dépôt de sable argileux de ± 1 m d'épaisseur qui se termine par une zone de couleur foncée (N13). Un dépôt de sédiments plus fins argilo-limoneux compact occupe la partie supérieure du profil sur 1,25 m. Ce dépôt présente aussi une zone plus foncée à ± 55 cm de profondeur.

Malgré l'absence de datations absolues, tenant compte du déversement de la Lupembashi, on est amené à admettre que les sédiments du profil sont relativement récents. Mais bien qu'il n'existe aucune donnée sur la vitesse de sédimentation, une estimation au départ du dépôt de sable stratifié de la coupe du Pont de Mose daté de ± 7 000 B.P. (C14) situerait la base du profil de la Lupembashi aux environs de ± 3 000 B.P. Le remblaiement résultant de l'alluvionnement à la faveur du déversement s'est probablement opéré assez rapidement dans un milieu au départ bien drainé, l'écoulement de la rivière s'effectuant dans un lit mineur bien marqué. L'apport continu d'alluvions aurait exhaussé ce lit et la rivière se serait étalée, rendant le milieu marécageux. Un colmatage de ce milieu s'est peut-être produit à la faveur d'un apport de sédiments fins. Les termitières surbaissées que l'on rencontre dans la zone périodiquement inondée, seraient antérieures au remblaiement et se seraient érigées pendant que le drainage du milieu était encore bon et peut-être aussi sous un climat plus sec (A. Streel-Potelle, 1959).

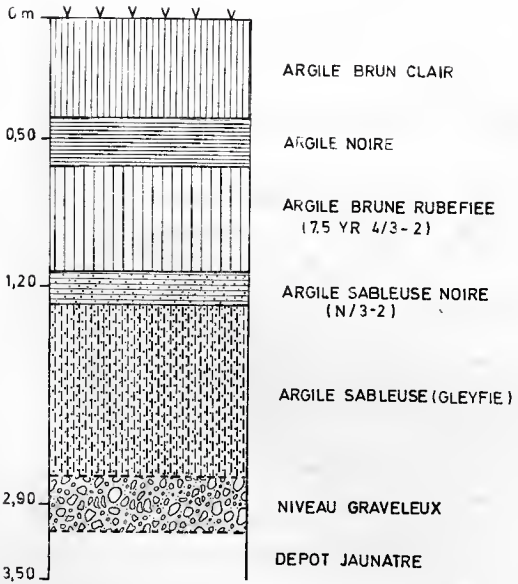
L'analyse palynologique (Fig. 7) du profil Lupembashi II révèle à la fois une succession de phénodènes locaux et des modifications climatiques affectant un environnement plus large. Après avoir détaillé les différents aspects du profil, nous établirons un parallélisme avec la Kamoa et surtout avec une séquence de sédiments fluviatiles de la Haute Luilu située plus à l'Ouest, sur le plateau de la Manika.

. Le spectre pollinique des couches inférieures (sous 1,80 m) témoigne de l'existence pendant le dépôt de ces couches d'une végétation de savane (*Gramineae — Compositae — Umbelliferae — Euphorbiaceae*) se développant sous un climat relativement sec. La présence régulière, avec un maximum à — 2,16 m de pollen de *Podocarpus*, laisse supposer que le climat était aussi légèrement plus froid que l'actuel.

Dans cette partie du profil, deux pointes sensibles du % en *Concentricystes* (— 2,4 m et — 1,8 m) soulignent des phases d'activité importante de la rivière tandis que la dépression devait être largement envahie par les eaux comme l'indique l'expansion des algues entre — 2,16 m et — 1,80 m.

Dans la seconde partie de la séquence (de — 1,80 m à — 1,10 m), on observe l'évolution de la savane herbeuse vers la savane arborée, le développement de la forêt à *Brachystegia* et la raréfaction de *Podocarpus* semblent indiquer un réchauffement climatique. Durant cette période, la surface d'eau libre a atteint son extension maximale (% d'algues très important entre — 1,50 m et — 1,40 m) ; ensuite, il s'est produit un atterrissement comme l'indique l'installation d'un marais à *Typha* (— 1,28 m) puis une nouvelle expansion des *Gramineae* (— 1,20 m).

Source : MNHN, Paris



PROFIL LUPEMBASHI

Fig. 6.

Source : MNHN, Paris

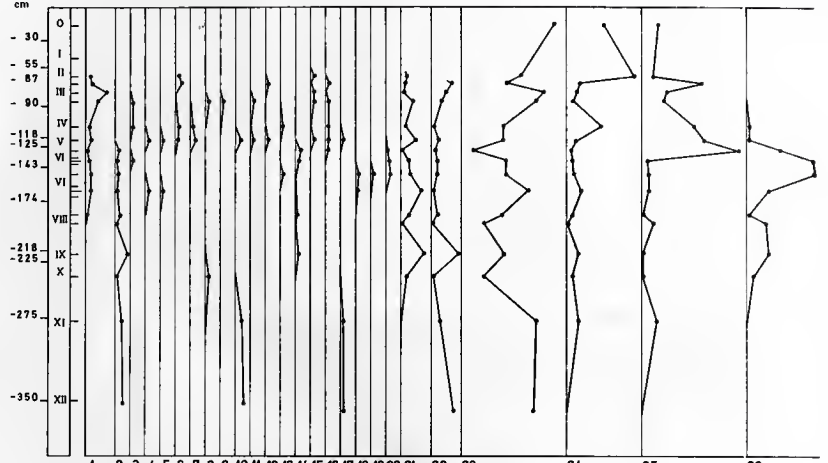


FIG. 7. DIAGRAMME POLLINIQUE DU PROFIL DE LA LUPEMBASHI

Évolution de la végétation au cours du temps au site Lupembashi 2. Les variations les plus intéressantes concernent : *Brachystegia* (1), *Podocarpus* (2), *Protea* (3), les *Euphorbiaceae* (10), les *Compositeae* (21), les *Pteridophytes* (22), les *Gramineae* (23), les *Cyperaceae* (24), les *Typhaceae* (25), les algues (26) et les Concentricystes (27).

LUPEMBASHI 2

1. Brachystegia (Caesalpiniaceae). — 2. Podocarpus (Podocarpaceae). — 3. Sapotaceae. — 4. Syzygium (Myrtaceae). — 5. Palmae. — 6. Protea (Proteaceae). — 7. Combretum (Combretaceae). — 8. Celtis (Ulmaceae). — 9. Moraceae. — 10. Euphorbiaceae. — 11. Oleaceae type Jasminum. — 12. Rauwolfia (Apocynaceae). — 13. Malvaceae. — 14. Labiae type Becium. — 15. Chenopodiaceae. — 16. Polypodiaceae. — 17. Umbelliferae. — 18. Acanthaceae. — 19. Oenotheraceae. — 20. Liliaceae. — 21. Compositeae. — 22. Pteridophytes. — 23. Gramineae. — 24. Cypereae. — 25. Typhaceae — 26. Algae. — 27. Concentricystes.

Source MNHN, Paris

La progression de la forêt claire à *Brachystegia* dans la savane arbustive à *Combretum* et *Protea* se manifeste plus nettement dans la troisième partie du profil (de — 1,10 m à — 0,65 m). On y devine également une progression de la forêt galerie à *Syzygium*, *Sapotaceae*, *Rauwolfia Celtis* et *Pteridophytes* diverses. Une petite pulsation humide traduite par une nouvelle extension du marécage à *Typha* s'observe à — 0,68 m.

Enfin, dans la partie supérieure de la coupe (de — 0,60 m à — 0,15 m), la végétation apparaît comme essentiellement herbacée mais il est fort probable que le recul de la forêt soit le fait d'une activité humaine intense.

Dans tout le profil Lupembashi, on remarque une dominance très nette du pollen de *Gramineae* et de plantes marécageuses. Nous pensons que l'étendue des marécages et l'éloignement des zones forestières de l'endroit où ont été faits les prélèvements sont les causes principales de la sous-représentation des espèces arborescentes ou arbustives.

La comparaison du profil de la Lupembashi avec ceux de la Kamoa et de la Haute Luilu apporte des informations intéressantes sur l'évolution de l'environnement du Sud du Shaba au Quaternaire terminal.

Nous avons dit qu'à la Kamoa, entre ± 6 000 B.P. et ± 2 000 B.P., sous un climat plus sec, se développaient des savanes arborées évoluant progressivement vers la forêt claire. Le même phénomène s'observe à la Haute Luilu où des sédiments plus anciens que 2 000 B.P. contiennent des pollens traduisant l'existence de savanes arbustives à *Combretum* et *Euphorbiaceae*. Ces niveaux peuvent être, à notre avis, corrélés avec la première partie du profil Lupembashi.

Les niveaux datés à la Luilu de ± 2 000 B.P. (datation C14) renferment un assemblage palynologique qui est le reflet d'une phase climatique de transition encore légèrement plus sèche et plus froide que le climat actuel.

Podocarpus est bien représenté dans un couvert végétal où les savanes arborées à *Protea*, *Combretum*, *Croton* et *Uapaca* dominent mais où on perçoit la progression de la forêt claire à *Brachystegia* et des forêt galeries à *Syzygium*.

Cette période (± 2 000 B.P.) trouve son équivalent à la Lupembashi dans le 2e niveau (— 1,80 m à — 1,10 m).

L'expansion des forêts claires à *Brachystegia* et des forêts galeries à *Rauwolfia*, *Khaya*, *Cassia*, *Syzygium* ainsi que la chute de *Podocarpas* s'observent sur le plateau de la Manika à une période que l'on peut situer entre 2 000 et 1 000 B.P. La régression de la forêt qui apparaît ensuite est due, comme l'admettent la plupart des auteurs, à l'action de l'homme.

Ces phénomènes se retrouvent à la Lupembashi aux niveaux 3 (— 1,10 m à — 0,65 m) et 4 (— 0,65 m à — 0,15 m) où l'on voit respectivement une poussée du *Brachystegia* suivie d'une nouvelle expansion des savanes vers le haut du profil.

CONCLUSIONS

Dans les différents profils étudiés (Kamoa, Pont de Mose, Haute Luilu, Lupembashi), on constate que l'environnement au Shaba pendant l'Holocène connaît l'évolution suivante :

climat + froid → climat + chaud → actuel
+ sec

Savane herbeuse → Savane arborée → Forêt claire → Savane
[action humaine]

L'étude palynologique des profils de la Kamoa, de la Haute Luilu et de la Lupembashi confirme l'opinion de M. Streel et de P. Duvigneaud pour qui les forêts claires du Sud du Shaba constituent la végétation climax de cette région.

Le profil de la Lupembashi, relevé dans une zone marécageuse, traduit en plus l'évolution particulière du milieu, soit un atterrissement progressif : une surface d'eau libre faisant place à un marais évoluant ensuite vers une savane à *Gramineae*.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE, J. (1979). — Les dépôts de la Lupembashi (Shaba) et leur signification climatique. *Géo-Eco-Trop*, vol. 3 nº 2.

ALEXANDRE-PYRE, S. (1967). — Les processus d'aplanissement de piémont dans les régions marginales du plateau des Biano. *Public. Univ. Offic. du Congo*, Lubumbashi T. 16 : 152.

BOURGUIGNON, P., CALEMBERT, J., STREEL, M., (1960). — Prospection pédo-botanique des plaines supérieures de la Lufira (Haut-Katanga).F.U.L.R.E.A.C., Liège.

CLARCK, J., VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. (1964). — Préhistoric culture and Pleistocene vegetation at Kalambo falls, Northern Rhodesia. *Nature* 201 (4923) : 971-975.

DUVIGNEAUD, P. (1958). — La végétation du Katanga et de ses sols métallifères. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, T. 90, fasc. 2 : 127-278.

LIND, E. M., MORRISON, M. E. S. (1974). — East African vegetation. Ed. Longman, 257 p.

MOEYERSONS, J. et ROCHE, E. (1978). — Évolution paléogéographique et phytosociologique en Afrique Centrale durant le Pléistocène supérieur. *Étude d'Histoire Africaine* IX-X (1977-1978) : 37-48.

ROCHE, E. (1979). — Végétation ancienne et actuelle de l'Afrique Centrale. *African Economic History*, nº 7 : 30-37.

STREEL, M. (1963). — La végétation tropophylle des plaines alluviales de la Lufira moyenne (Katanga méridional). Mémoire F.U.L.R.E.A.C. 242 p., 5 pl. ph., 8 cartes h.t., Liège.

VAN ZINDEREN BAKKER, E. M., CLARK, D. J., (1962). — Pleistocene climates and cultures in North-Eastern Angola. *Nature* 196 (4855) : 639-642.

Source : MNHN, Paris

PALYNOLOGIE ET INTERPRÉTATION PALAÉOCLIMATIQUE DE TROIS NIVEAUX PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR D'UN SONDAGE DU LAC ABHÉ (AFAR, TERRITOIRE DE DJIBOUTI)

PAR

R. Bonnefille *, F. Gasse **, C. Azema ***, M. Denefle ***

Résumé. — Les résultats palynologiques du sondage du lac Abhé (Afar Central) apportent des documents inédits sur la végétation des zones subdésertiques d'Afrique orientale au Pléistocène supérieur. Le sondage du lac Abhé (50 m) est d'abord replacé dans son cadre géologique et stratigraphique. Trois échantillons ont permis d'obtenir des spectres polliniques significatifs. Ils se situent respectivement autour de 25 500 ans B.P. et aux environs de 40 000 et 45 000 ans B.P. Les résultats des analyses polliniques pléistocènes sont comparés à ceux d'échantillons actuels du lac, de la rivière Awash et de la surface du sol. Des variations dans les pourcentages de pollens des plantes de montagne, de forêt riveraine, de savane et dans ceux des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* ont été mises en évidence. Pour les deux périodes considérées, les résultats traduisent des végétations de conditions climatiques plus humides que celles du lac Abhé actuel. Les reconstitutions basées sur les données palynologiques s'accordent bien avec celles établies par de précédentes études sur la sédimentologie et les diatomées.

Summary. — Pollen analysis of Abhe core (Central Afar, Djibouti) testifies to late Pleistocene environmental changes in a subdesertic East African zone. The geographical and chronological setting of this core (50 m depth) is described. Three samples only are rich enough to provide significant pollen spectra, respectively dated ca. 25 500 y. B.P., and 45 000 to 40 000 y. B.P. Lowland savanna, montane forest, aquatic vegetation and *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* pollen frequencies clearly fluctuate. The changes ib regional vegetation covers indicated by these fluctuations agree witb information on sedimentary facies and diatoms flora.

Le lac Abhé (240 m d'altitude, 11° N, 42° E) se situe dans un fossé tectonique de l'Afar Central (Éthiopie et Territoire de Djibouti). Un sondage de 50 m de profondeur a été effectué sur sa bordure orientale (Fig. 1). Réalisé en 1971 par le Bureau de Recherches Géologiques et Minières des études de gradient géothermique, ce sondage a fait l'objet d'un important travail sur les diatomées (Gasse, 1975). Les corrélations avec des affleurements marginaux, appuyées sur 85 datations ^{14}C pour l'ensemble du bassin (effectuées par J. C. Fontes et G. Delibrias) ont permis de reconstituer les fluctuations du niveau et des paléoenvironnements lacustres depuis environ 70 000 ans B.P. (Gasse, 1977a, 1977b) (Gasse et Delibrias, 1976). L'évolution du lac Abhé a été comparée à celle des autres bassins de l'Afar (Rognon et Gasse, 1973) (Fontes, Pouchan et Thibault, 1979). Elle est maintenant bien corrélée avec celle du bassin Ziway-Shala (Rift éthiopien) (Gasse et Street, 1978) (Gasse, Rognon et Street, sous presse). Les variations mises en évidence en Éthiopie et celles des lacs d'Afrique orientale (Butzer *et al.*, 1972) (Livingstone, 1975, et sous presse) traduisent des phénomènes complexes non synchrones pour les

* Laboratoire de Géologie du Quaternaire, Université de Luminy, 13288 Marseille Cedex 2.
** École Normale Supérieure, 92260 Fontenay-aux-Roses.
*** Laboratoire de Géographie physique, Institut de Géographie, 191, rue Saint Jacques, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

périodes antérieures à 15 000 ans B.P. (Butzer, 1978) (Gasse, sous presse). Au cours du Quaternaire supérieur, l'évolution des lacs d'Afrique intertropicale, synthétisée dans divers articles (Alimen, 1976) (Maley, 1977*a*) (Street et Grove, 1976) (Rognon, 1976) (Street et Gasse, 1979), ne peut s'expliquer que par des changements des mécanismes climatiques globaux (Maley, 1973, 1977d) (Servant, 1973) (Servant *et al.*, 1976) (Rognon et Williams, 1977).

Les données palynologiques sont rares en Afrique orientale. Jusqu'à une date récente, elles concernent exclusivement les lacs d'altitude du Kenya (Coetzee, 1967) (Van Zinderen Bakker, 1969), de l'Ouganda (Livingstone, 1967) (Morrison, 1968) (Morrison et Hamilton, 1974). A l'exclusion du lac Victoria (Kendall, 1969), les pollens n'ont pas été étudiés dans les autres lacs des rifts est-africains qui ont fourni de longues séquences pour les études des diatomées (Harvey, 1976) (Holdship, 1976) (J. L. Richardson et A. E. Richardson, 1972) (Richarnson, Harvey, Holnship, 1976). En Éthiopie, les données palynologiques obtenues concernent les sédiments lacustres pléistocènes ou pliocènes en affleurements (Bonnefille, 1972, 1976, 1979) ou des dépôts récents de haute altitude (Hamilton, 1977). Les résultats du lac Abhé apportent de premiers documents palynologiques pour le Pléistocène dans les zones subdésertiques en Afrique orientale.

I. — GÉNÉRALITÉS

1. — Contexte géographique et chronologique

Le sondage a été effectué à quelques kilomètres à l'Est du rivage actuel du lac Abhé, et à 5 m environ au-dessus du plan d'eau (Fig. 1). Le lac Abhé, d'une superficie de l'ordre de 350 km², s'étend à 240 m d'altitude dans un vaste bassin endoréique, d'origine tectonique. C'est le lac terminal de la rivière Awash, seul cours d'eau permanent atteignant le centre de l'Afar, et qui prend sa source à 2 500 m d'altitude sur les plateaux éthiopiens. Actuellement en voie d'assèchement, le lac Abhé n'a que quelques mètres de profondeur ; ses eaux sont hyperalcalines et riches en bicarbonate de sodium. Le bassin du lac Abhé se situe dans une zone subdésertique, où la pluviosité moyenne annuelle, répartie entre deux courtes saisons des pluies, est inférieure à 300 mm.

Dans les études précédentes il a été montré qu'au cours des périodes humides du Pléistocène supérieur, le lac Abhé occupait la quasi-totalité du bassin tectonique dans lequel il se trouve et recouvrait une superficie de l'ordre de 5 000 — 6 000 km² et sa profondeur atteignait 500 m. La stratigraphie simplifiée du sondage est présentée sur la figure 2. Les méthodes de datations et la validité des résultats radiochronologiques sont discutées par Gasse et Delibrias (1976). La partie supérieure de la carotte est datée par 11 âges ^{14}C qui se succèdent dans un ordre logique jusqu'à la profondeur de 20,80-21,08 m pour laquelle un âge de 39 000 $\pm$ 4 000 ans B.P. a été mesuré. Une anomalie apparaît dans l'âge des niveaux sous-jacents (25,77-27,19 m), de toute évidence très rajeunis (7 000-9 000 ans B.P.). Cette anomalie est vraisemblablement liée à l'existence d'eaux souterraines circulant dans cette tranche de sédiment, comme le suggèrent les mesures de température et de pH effectuées lors du sondage, ainsi que les analyses chimiques des dépôts et des eaux interstitielles (Gasse, 1975). Deux niveaux argilo-calcaires (27,67-27,77 m et 29,53-29,63 m) affichent des âges > 40 000 ans B.P. Les sédiments inférieurs à 21,08 m ne peuvent donc être datés que par extrapolation, et par comparaison avec les affleurements situés vers les marges du bassin lacustre. L'ensemble des résultats obtenus pour l'ensemble de ce bassin a permis d'établir la courbe de fluctuations du plan d'eau depuis environ 70 000 ans B.P. (Gasse, 1977*a*). Trois épisodes de haut niveau lacustre ont été reconnus au Pléistocène supérieur : Abhé I (50-33,65 m > 70 000-60 000 ans B.P.), Abhé II (31,70 à 20,90 m, > 40 000-39 000 à 31 000 ans B.P.), Abhé III (20,90 à 13,80 m, 30 000-29 000 à 17 000 ans B.P.). Après une phase de grande aridité (13,80-8,70 m) datée de 17 000 à 10 000 ans B.P., durant laquelle le lac s'assèche, les épisodes Abhé IV (9 600-8 500 ans B.P.), Abhé V (7 500-4 000 ans B.P.), Abhé VI (2 700-1 000 ans B.P.) et peut-être Abhé VII, se succèdent au cours de l'Holocène. Ces épisodes apparaissent sur la figure 2, à l'exception des pbases Abhé V, Abhé VI et VII non représentées dans le sondage.

Source : MNHN, Paris

2. — Méthodologie — Traitement des échantillons

Un premier échantillonnage des sédiments de la carotte a été effectué tous les mètres. Le traitement porte sur 20 g de sédiment environ. Il consiste en une série d'attaques chimiques par l'acide chlorhydrique suivies de rinçages et d'attaques à l'acide fluorhydrique suivies d'une dissolution des acides humiques à la potasse. 63 échantillons, correspondant à 53 niveaux stratigraphiques distincts, ont été traités, certains niveaux ayant été échantillonnés plusieurs fois. Les résultats concernant le contenu en pollens sont consignés dans le tableau 1.

Tabl. 1.

Résultats des préparations palynologiques sur les échantillons de la carotte du lac Abbé (Éthiopie).

Niveaux stériles	40	75,5 %
Niveaux avec pollens	13	24,5 %
(dont niveaux à nombre de pollens > 100	3	5,6 %)

Des échantillons contenant des pollens, seuls 3 d'entre eux (5,6 %) ont permis d'obtenir des spectres significatifs. Des difficultés de conservation des pollens dans les lacs alcalins d'Afrique orientale ont déjà été soulignées (Livingstone, 1975). L'emplacement de la carotte dans la zone marginale actuelle, la plus soumise aux dessications et aux altérations biologiques au cours des alternances émersions/immersions, n'est certainement pas favorable à la conservation des pollens. D'autre part, les conditions de conservation de la carotte, entreposée à Djibouti, ont entraîné une dessication partielle des sédiments, ce qui a pu être un facteur supplémentaire de destruction des pollens.

Nous présentons ici les résultats palynologiques pour les trois niveaux correspondant aux profondeurs respectives (27,00-27,05 m), (25,77-26,11 m) et (18,59-19,64 m). L'âge ^{14}C des deux premiers niveaux n'est pas connu avec précision. Par extrapolation, ils se situeraient respectivement vers 45 000 et 40 000 ans B.P., c'est-à-dire vers la base de l'épisode Abbé II. Le niveau 19,58-19,64 m est par contre bien encadré par deux datations 25 100 $\pm$ 600 ans B.P. (18,98-19,28 m) et 25 600 $\pm$ 700 ans B.P. (19,75-20,08 m). Il correspond à la transgression de l'épisode Abbé III (Fig. 2).

II. — RÉSULTATS PALYNOLOGIQUES

Dans le tableau 2, nous avons regroupé les espèces présentant des affinités écologiques et rencontrées actuellement dans des formations végétales distinctes qui sont les forêts et maquis de montagne (I), les formations riveraines (II), les savanes (III). Les *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Typha* pouvant appartenir à l'un ou l'autre de ces trois ensembles forment un groupe à part. Leur grande abondance dans les spectres polliniques du lac Abbé est en relation avec la végétation édaphique locale de bordure lacustre.

1. — Pollens des forêts et maquis de montagne

Dans les trois spectres polliniques fossiles, les taxa appartenant à des plantes de montagne, arbres et arbustes compris, sont en nombre presque aussi élevé (23) que ceux appartenant aux plantes de savane (26), alors que dans l'échantillon actuel, il a été repéré 1 taxa de montagne pour 13 de savane. Nous avons réparti les taxa de montagne en deux sous-groupes distincts.

Source : MNHN, Paris

— Le premier (I_a) comporte les genres ou espèces des forêts de montagne de l'Éthiopie (Pichi-Sermolli, 1957). On y trouve rassemblés *Artemisia*, *Hypericum*, *Anthospermum*, *Schefflera*, *Myrica* composantes habituelles des maquis ou fourrés de haute altitude (3 000 m). Ils sont accompagnés des genres *Macaranga*, *Sapium*, *Pygeum* plus fréquents dans les forêts humides connues de 2 300 à 1 500 m d'altitude, de *Brucea*, arbuste caractéristique des forêts de Bambous à 2 900 m. *Podocarpus* peut tout aussi bien appartenir à des forêts humides qu'à des forêts un peu plus sèches dans lesquelles il accompagne le genévrier (*Juniperus*).

— Le deuxième groupe (I_b) comprend les pollens des genres et espèces que l'on rencontre à la fois dans les forêts précédemment citées et dans la « forêt de Dây » du territoire des Afars et des Issas, à l'Est du lac Abhé. Cette forêt, située à 1 500 m d'altitude, constitue un peuplement relictuel dont la persistance s'explique par la nébulosité atmosphérique, étant donné la proximité de la mer de ce relief accentué exposé aux vents d'Est (Chedeville, 1972) (Bavazzano, 1972). Sont présents dans les spectres polliniques : *Olea africana*, *Trema*, *Teclea*, *Mimusops*, *Nuxia* connus en particulier dans les forêts de Gada et Mabla situées entre 1 500 et 1 700 m d'altitude. *Rhus*, *Rumex*, *Dodonaea viscosa* appartiennent plutôt au maquis boisé situé sous la forêt aux environs de 800 à 1 000 mètres d'altitude. Actuellement, le lac Abhé ne reçoit aucun apport fluviatile venant de l'Est. Dans les vases actuelles d'un échantillon prélevé par F. Gasse sur la bordure orientale du lac (Fig. 1), l'ensemble des pollens allochtones ne dépasse pas 0,5 % du total des pollens comptés (Tabl. 2) et ne comporte aucun des pollens du groupe Ib, qui auraient pu être transportés par les vents d'Est depuis la forêt de Dây. Seuls ont été trouvés 3 pollens de *Podocarpus* vraisemblablement transportés par les rivières depuis les forêts des hauts plateaux éthiopiens de l'Ouest et du Sud-Est à 150-200 km de là, jusque dans le lac Abhé. En effet, dans un échantillon de surface du sol prélevé dans la région de Tendaho à 100 km à l'Ouest du lac Abhé (Fig. 1), les pollens allochtones de montagne représentent 1 % de la masse pollinique totale. Dans un spectre pollinique d'un prélèvement de vase de la rivière Awash (n° 582) effectué près d'Asaita à 20 km de l'embouchure dans le lac Gamari (Fig. 1), ils constituent 5 % environ du total des pollens comptés [1] alors que dans l'écbantillon de vase actuelle du lac Abbé (D 750 b), leur pourcentage est inférieur à 1. Comme pour le lac Turkana, le transport des pollens de *Podocarpus* est plus important par voie d'eau que par courants aériens (Bonnefille, Vincens, 1977).

Tabl. 3. — Répartition des divers groupes de pollens de montagne dans les spectres polliniques du lac Abhé.

Profondeur en m	I(a)	I(b)	I(a + b)	I(a + b) *
actuel	0,5	0	0,5	1
— 19,58 — 19,64	2,9	1,2	4	37,8
— 25,77 — 26,11	5,9	2,9	8,8	27,6
— 27 — 27,05	3,6	0,4	4,1	10,9

I(a), I(b) cf. tabl. 2.
* % calculés par rapport au total, Graminées exclues.

Les trois spectres polliniques pléistocènes situés entre 19,58 et 27,05 m montrent des valeurs des pourcentages de pollens de montagne comprises entre 4 et 8,8 % du total (Tabl. 3). Ces valeurs sont supérieures à celles de spectres lacustres, ou aériens actuels, égales ou supérieures à celles des spectres fluviatiles. En tenant compte des réserves relatives à l'utilisation des données actuelles, en particulier à cause des destructions récentes des forêts, les résultats palynologiques pléistocènes traduisent des

1. Les échantillons de vases de la rivière Awash 575 et 582 nous ont été aimablement fournis par M. Taieb.

Source : MNHN, Paris

écoulements fluviatiles et (ou) une extension des forêts plus importante au Pléistocène. Ces phénomènes ne peuvent qu'être dus à des conditions un peu plus humides que celles qui existent aujourd'hui dans le bassin du lac Abhé. Parmi les trois niveaux étudiés, c'est celui de 25,77-26,11 m qui montre les pourcentages de pollens de montagne les plus élevés, donc les conditions les plus humides (Tabl. 3). Ces observations, bien que partielles, s'accordent bien avec les résultats obtenus d'après les études minéralogiques et celles des diatomées (Fig. 2). Les niveaux 27-27,05 m et 25,77-26,11 m se situent lors de la transgression de la phase Abhé II. Cette transgression correspond à des conditions instables qui annoncent le grand lac aux eaux transparentes de l'optimum lacustre Abhé II (24,90-21,50 m). Le niveau 25,77-26,11 m est le plus près de l'optimum qui est situé entre 39 000 et 31 000 ans B. P. par F. Gasse et G. Delibrias (1976). Le niveau 19,58-19,64 m enregistre la base de la transgression de la phase Abhé III pendant laquelle les eaux sont toujours restées plus turbides que pendant la phase précédente, en raison d'un plus grand apport d'éléments détritiques.

2. — Pollens des formations riveraines.

Dans ce deuxième groupe ont été réunis les pollens d'arbres ou arbustes très caractéristiques de la végétation boisée qui borde les basse et moyenne vallées de l'Awash tels que *Ricinus*, *Tamarix*, *Salvadora*, *Ziziphus*, *Cassia* (N. Longhitano et R. Bavazzano, 1973). Nous avons ajouté à cette liste les pollens des *Sapindaceae* et *Vitaceae* qui sont fréquemment connus dans ces forêts par des lianes. *Combretaceae* (*Combretum* et *Terminalia*) et *Bridelia* ont également été classés dans ce groupe, mais il convient de souligner que certaines de leurs espèces peuvent être présentes dans les forêts claires de moyenne altitude tandis que d'autres occupent les forêts riveraines. Les déterminations spécifiques des *Combretum* et *Terminalia* sont impossibles à cause de l'homogénéité de la famille et du très grand nombre d'espèces africaines. Pour des raisons qui tiennent à l'identification des pollens, la répartition des taxa dans les divers groupes a donc une valeur indicative et ne doit pas être considérée comme rigoureuse ou exclusive.

Les pourcentages des pollens de formations végétales riveraines varient en sens inverse de ceux des pollens de montagne. La valeur la plus faible (0,6 %) est obtenue dans le niveau à 25,77-26,11 m, alors que pour les pourcentages des autres niveaux les valeurs enregistrées sont plus élevées : 1,8 % pour le niveau 27-27,05 m et 1,3 % pour le niveau 19,58-19,64 m (Tabl. 4). Une plus grande influence des pollens de la végétation riveraine, donc des apports fluviatiles, coïncide avec les phases transgressives par ailleurs caractérisées par des apports détritiques assez importants, 5 % de quartz et de plagioclase, beaucoup de montmorillonite (Gasse, Delibrias, 1976).

Tabl. 4. — Répartition des pollens dans les spectres polliniques du lac Abhé.

Niveaux stratigraphiques	Montagne	Riveraine	Savane	Graminées	Cyperaceae	Typha	Indet.	Σ Pollens
Actuel	0,5	0,2	13,1	45,7	39,5	—	0,3	549
— 19,58 — 19,64 m	4,1	1,3	2,8	89,1	1,2	1,1	0,3	1 361
— 25,77 — 26,11 m	8,8	0,6	16,7	68	3,9	1,0	0,8	1 243
— 27 — 27,05 m	4	1,8	23,7	63,5	4,8	0,8	1,2	502

(% calculés par rapport au total des pollens comptés).

Source : MNHN, Paris

3. — Pollens de Savane

Les pollens des plantes de savane constituent le groupe le mieux représenté tant par la diversité des taxa identifiés (26) que par l'abondance des pollens comptés, lesquels représentent, si l'on inclut les graminées, 85 à 92 % du total dans les spectres pléistocènes, 60 % environ dans l'échantillon actuel (Tabl. 4).

Les arbres de la savane sont les plus abondants dans le niveau 25,77-26,11 m où six taxa ont été repérés (IIIa, tabl. 2). Dans le niveau à 19,58-19,64 m, leur seul représentant est le palmier doum, *Hyphaene*, qui affectionne les terrains salés. C'est donc au moment du dépôt du niveau à 25,77-26,11 m que la végétation autour du lac Abhé a eu le caractère le plus boisé. Les variations des pollens d'arbres de savane suivent donc celles des pollens de montagne. La densité du couvert végétal à cette époque s'accorde d'ailleurs bien avec les faciès sédimentaires de la phase Abhé II, caractérisée par une diatomite très pure, pratiquement dépourvue d'éléments détritiques.

Les pollens des plantes herbacées de savane qui forment les grosses masses polliniques sont les *Gramineae* puis les *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* et les *Acanthaceae*. Les *Compositae* et *Papilionaceae* qui constituent de 8 à 9 % et de 5 à 6 % des déterminations dans les relevés botaniques de R. Chedeville (1972) ne sont que très peu représentées dans les analyses palynologiques des niveaux pléistocènes.

4. — Les Amaranthaceae — Chenopodiaceae.

Parmi les *Amaranthaceae — Chenopodiaceae*, nous avons identifié 7 types polliniques qui correspondent à autant ou plus de genres ou espèces (Riollet, Bonnefille, 1976). La diversité floristique des *Amaranthaceae*, particulière à l'Afrique orientale (Cavaco, 1962), est donc bien reflétée dans les spectres polliniques fossiles du sondage du lac Abhé. Les pourcentages de toutes les *Chenopodiaceae-Amaranthaceae* réunies, y compris celles des milieux salés telles que *Suaeda*, sont indiqués dans le tableau 5. On note en ce qui concerne ce groupe d'importantes variations (1,7 à 21,1 % du total).

Tabl. 5. — Répartition des Chenopodiaceae/Amaranthaceae dans trois niveaux du sondage du lac Abhé, Éthiopie.

	27-27,05 m	25,77-26,11 m	19,58-19,64 m
Chenopodiaceae/Amaranthaceae	21,1	13,2	1,7
(Suaeda inclus)	19	5,6	0,7

(% calculés/Total).

L'abondance des pollens de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* semble liée au caractère subdésertique de la végétation. C'est un phénomène signalé dans les analyses palynologiques actuelles et fossiles du Sahara (Van Campo, 1975), de l'Iran (Wright *et al.*, 1967) (Van Zeist et Bottema, 1977), de la Syrie (Niklewski et Van Zeist, 1970), ainsi que dans celles des hautes plaines arides de l'Amérique du Sud-Ouest (Potter, Schoenwetter, Oldfield, 1975). C'est aussi une caractéristique importante des végétations de bordure de lacs alcalins en pays tropicaux. En effet, ce groupe de pollens est très bien représenté dans les échantillons de surface de la bordure est du lac Turkana (Kenya) où des études récentes ont montré une décroissance rapide de leurs fréquences relatives en fonction de la distance au rivage (Bonnefille, Vincens, 1977).

Source : MNHN, Paris

Dans le lac Turkana, les pourcentages observés pour 30 échantillons actuels varient entre 10 et 60 % du total (A. VINCENS, com. orale). Au milieu du lac on trouve 17 % de pollens d'*Amaranthaceae/Chenopodiaceae*, dans la zone deltaïque qui correspond à l'arrivée des eaux fluviatiles de la rivière Omo 10 et 12 %, dans les échantillons situés le plus près de la bordure orientale 40 à 60 %.

Les variations enregistrées dans les échantillons pléistocènes du lac Abhé (2 à 20 %) traduisent des fluctuations d'un ordre de grandeur inférieur à celles qui existent à l'intérieur d'un même lac en fonction des redistributions ou des apports. Comme il s'agit d'un seul sondage, on pourrait penser que les fluctuations des pourcentages de pollens de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* sont en liaison avec des variations de la position des lignes de rivages par rapport au sondage, donc avec des fluctuations du niveau du lac. Les pourcentages élevés de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* dans le niveau 27-27,05 m seraient en relation avec la transgression des eaux d'un lac alcalin sur la marge lacustre occupée par les *Suaeda*, plantes de milieux salés. Leur baisse dans le niveau 25,77-26,11 m correspondrait à un approfondissement des eaux, donc à l'éloignement du rivage. Une telle conclusion s'accorde bien avec le schéma de reconstitution établi d'après l'étude des diatomées (Fig. 2). Cependant, nous avions observé pour les niveaux 27-27,05 m et 19,58-19,64 m, correspondant tous deux à des transgressions, des pourcentages presque symétriques de pollens de forêts. Il n'en est pas de même pour les *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*. Leurs pourcentages, dans le niveau 19,58-19,64 m, baissent au profit des *Gramineae*. Sans écarter des phénomènes de compétition entre ces plantes, il est intéressant de noter que les variations relatives des pourcentages de ces pollens dans les sondages de l'Océan indien, au Sud des côtes d'Arabie, suivent celles de la courbe des isotopes O^{18}/O^{18} (L. VAN CAMPO, 1979). Ici une baisse des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* serait plutôt en relation avec un abaissement de température puisque d'après l'étude des diatomées, les eaux auraient été plus fraîches pendant l'épisode Abhé III que pendant l'épisode Abhé II (GASSE, 1979).

5. — Les gramineae

Les pourcentages des pollens de *Gramineae* sont toujours plus élevés dans les spectres pléistocènes que dans celui du lac Abhé actuel. Ceci correspond au caractère moins subdésertique de la végétation, conclusion qui est conforme aux informations données par les autres éléments des spectres polliniques. La distribution des histogrammes de taille des *Gramineae* montre un changement de composition floristique assez net entre d'une part, les échantillons pléistocènes et d'autre part, les échantillons actuels de surface dans la région (Fig. 3). Un enrichissement en pollens de grande taille traduit une plus grande influence des *Andropogoneae* dans la savane (BONNEFILLE, RIOLLET, 1980, Tabl. 1).

III. — CONCLUSION ET DISCUSSION

Les études entreprises sur la carotte du lac Abhé confirment les difficultés d'application de la méthode palynologique en Afrique, y compris lorsqu'on s'adresse aux sédiments lacustres obtenus par sondage.

La première de ces difficultés tient à la rareté de conservation des pollens. La proportion des niveaux contenant des pollens est la même dans les échantillons du lac Abhé que dans les échantillons prélevés sur les affleurements pléistocènes anciens d'autres bassins du Rift est africain, tels que ceux de la haute vallée de l'Awash, de la basse vallée de l'Omo ou du lac Turkana.

La seconde difficulté tient à la composition des spectres polliniques dans lesquels les masses polliniques importantes sont les *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*, plantes ubiquistes. Leurs forts pourcentages masquent les fluctuations des pollens marqueurs porteurs d'informations écologiques plus précises.

En dépit de ces difficultés, les données palynologiques obtenues pour trois niveaux situés entre

Source : MNHN, Paris

27,05 et 19,6 m apportent de précieux renseignements qui complètent utilement les données obtenues par les études sédimentologiques et les diatomées.

La composition des spectres polliniques des trois niveaux traduit bien l'environnement d'un lac alcalin dans une zone tropicale où existait un climat de type tropical sahélien (chaud aride). Ces spectres polliniques indiquent une alimentation fluviatile venant des hauts plateaux éthiopiens conforme aux reconstitutions paléogéographiques du bassin du lac Abhé au Pléistocène. Au cours des deux périodes ici considérées, 25 500 ans B.P. et environ 45 000-40 000 ans B.P., les apports fluviatiles ont été supérieurs à ceux que reçoit le lac Abhé actuel. Ce contexte général étant bien défini, des variations sont discernables entre les trois niveaux étudiés. Pour chacun d'eux, les principaux faits peuvent être résumés de la façon suivante :

— dans le niveau 27-27,05 m, les pourcentages des taxa de montagne sont assez importants. Ils y sont représentés par les pollens les mieux dispersés d'*Olea* et *Podocarpus*. Les herbacées dominent la savane qui entoure le lac. Les *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*, surtout *Suaeda*, sont abondants ;

— dans le niveau 25,77-26,11 m, les taxa de montagne sont en pourcentages encore plus importants. Des genres d'altitude supérieure à la forêt tels que *Hagenia*, *Artemisia* accompagnent de nombreux *Podocarpus*. La végétation qui entoure le lac est celle d'une savane boisée/forêt claire avec *Commiphora*, *Cordia*, *Grewia*, des *Capparidacées*. Les *Chenopodiaceae* et *Suaeda* diminuent ;

— dans le niveau 19,58-19,64 m les pourcentages des pollens de montagne redeviennent proches de ceux du niveau 27-27,05 m. La végétation riveraine est bien représentée mais les arbres de la savane ont disparu, seul subsiste le Palmier Doum, *Hyphaene*. Les *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* diminuent tandis que les *Gramineae* augmentent considérablement. Cette croissance des *Gramineae* n'étant pas accompagnée de celle des *Cyperaceae*, elle ne peut être imputée au seul développement d'une végétation édaphique locale. Elle correspondrait plutôt à l'augmentation d'une savane herbeuse.

Les trois spectres pléistocènes montrent des variations qui affectent les pourcentages des pollens de montagne, donc l'apport fluviatile régional, les pourcentages des graminées et le taux des espèces arborescentes de la savane locale, les pourcentages des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* de la ceinture herbacée entourant le lac.

Les trois spectres polliniques des niveaux pléistocènes montrent tous des pourcentages de pollens de forêts toujours beaucoup plus élevés que ceux de l'échantillon actuel. La valeur maximale des pourcentages des pollens de montagne correspond au niveau le plus proche de l'optimum lacustre. Ceci confirme les reconstitutions des oscillations du niveau du lac effectuées d'après l'étude des diatomées. Par comparaison avec d'autres données palynologiques obtenues en Afrique orientale dans des zones moins désertiques (BONNEFILLE, 1972, 1976, 1979 ; BONNEFILLE et VINCENS, 1977), les analyses polliniques du niveau 25,77-26,11 m (40 000 ans B.P.) témoigneraient d'une végétation locale connue en Afrique orientale sous des pluviosités moyennes annuelles de l'ordre de 400 à 600 mm. Ceci suppose, par rapport à l'état actuel, une augmentation de l'ordre de 30 à 100 %. Cette augmentation serait égale ou supérieure à celle évaluée pour l'Holocène inférieur dans le Rift Éthiopien par A. STREET (1969) (25 à 65 %) et serait comparable au changement majeur affectant le Sahara vers 9 000-8 000 ans B.P. (STREET et GROVE, 1976). Au moment du dépôt du niveau 25,77-26,11 m, le lac Abhé était entouré d'une savane boisée. L'importance de ce couvert végétal explique en partie les caractères écologiques et sédimentologiques du lac Abhé II durant la période comprise entre 40 000-39 000 et 31 000 ans B.P. Dans ce lac tropical aux eaux très transparentes, se déposait une diatomite très pure, le couvert végétal filtrait les eaux, et les particules détritiques ne parvenaient pas jusqu'au lac.

Les résultats fournis par le niveau 19,58-19,54 m apportent également d'intéressantes précisions sur l'environnement local vers 25 000 ans B.P. Cet échantillon se place, dans l'évolution du lac Abhé, au sommet de la transgression du lac Abhé III. Bien que le lac Abhé III (30 000-17 000 ans B.P.) ait atteint le plus haut niveau observé au cours du Quaternaire supérieur, ses eaux sont toujours restées turbides et la sédimentation très riche en argiles. Les associations de diatomées indiquent, entre 39 000-30 000 et 25 000 ans B.P., une tendance à l'oligotrophie vraisemblablement liée à un refroidissement du milieu. La présence d'une flore herbacée graminéenne autour du lac paraît en accord avec ces données limnologiques. La disparition de la végétation arborescente aurait entraîné une reprise d'érosion du

Source : MNHN, Paris

bassin versant, et des argiles en suspension se sont alors accumulées dans le lac. Le développement des graminées pourrait être en accord avec l'abaissement de la température.

Si les données fournies par les niveaux entre 25 et 27 m sont difficilement comparables à celles connues pour d'autres secteurs est-africains en raison de l'imprécision de leur âge, le niveau 19,58-19,64 m peut, par contre, être corrélé avec d'autres séquences lacustres. On sait que plusieurs lacs d'Afrique de l'Est étaient hauts, voire très hauts, entre 26 500 et 25 000 ans B.P. C'est le cas des lacs Ziway-Shala, (Street, 1979), Mobutu Sese Seko (Harvey, 1976) et Manyara (Holnship, 1976). Lorsque les effets de la température sur les flores de diatomées ne sont pas masqués par une salinité excessive, le haut niveau lacustre (Abhé III), qui semble général en Afrique de l'Est, pourrait correspondre à des températures plus fraîches que les actuelles.

En conclusion, l'étude ici présentée apporte des informations inédites sur les paléovégétations et sur les paléoenvironnements régnant autour du lac Abhé et dans le bassin versant de la rivière Awash, pour trois stades du Pléistocène supérieur. Les résultats obtenus s'accordent bien avec les données antérieurement établies par d'autres méthodes. Ils complètent les conclusions déduites des flores de diatomées qui reflètent, contrairement aux pollens, les conditions lacustres locales.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à M. J. Demange qui a effectué ce sondage, et à M. Lavigne qui en a permis l'étude. Nous sommes très reconnaissantes envers Mme G. Delibrias qui a effectué les datations 14C indispensables à l'exploitation des résultats. Nous avons très largement bénéficié de l'appui et des commentaires scientifiques de P. Rognon. Une partie des préparations ont été effectuées au Laboratoire de Géographie de Paris que nous remercions en la personne de son directeur à l'époque, M. Birot.

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Géologie du Quaternaire, et financé par le C.N.R.S.

BIBLIOGRAPHIE

Alimen, H. (1976). — Variations climatiques dans les zones désertiques de l'Afrique nord-équatoriale durant les quarante derniers millénaires. *Actes du VII^e Cong. Panafr. de Préhist. et d'Et. du Quatern.*, Addis Abeba, 1971 : 337-350.

Bavazzano, R. (1972). — Contributo alla conoscenza della flora del territorio francese degli Afar a degli Issa (collezione E. Chedeville) *Webbia*, 26/2 : 267-364.

Bonnefille, R. (1972). — Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (vallées de l'Awash et de l'Omo). Thèse ronéotypée, Paris, 2 vol., 513 p., 91 tabl., 50 fig., 29 pl.

Bonnefille, R. (1976). — Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo Basin between 2.5 and 2 million years ago. *in* : Coppens Y. *et al.* (eds.) — Earliest man and environment in the Lake Rudolf Basin. : 421-431. Chicago/Londres : Univ. of Chicago Press.

Bonnefille, R. (1979). — Palynologie et reconstitutions paléoclimatiques au Cénozoïque dans le Rift est-africain. *Bull. de la Soc. géol. de Fr.*, (7), 21/3, pp. 109-120. « Géologie et Paléontologie de la Rift Valley ».

Bonnefille, R., Riollet, G. (1980). — Pollens des savanes d'Afrique orientale. Paris : Éditions du CNRS.

Bonnefille, R., Vincens, A. (1977).— Représentation pollinique d'environnements arides à l'Est du lac Turkana (Kenya). *in* : *Recherches françaises sur le Quaternaire*, INQUA 1977, suppl. au *Bull. de l'A.F.E.Q.*, 50 : 235-247.

Butzer, K. W. (1978). — Climate patterns in an ungaciated continent. *Geographical Mag.*, 51/3 : 201-208.

Butzer, K. W., Isaac, G. L., Richardson, J. L., Washbourn-Kamau, C. (1972). — Radiocarbon dating of East African lake levels. *Science*, 175 : 1069-1076.

Source : MNHN, Paris

CAVACO A., (1962). — Les *Amaranthaceae* de l'Afrique au Sud du tropique du Cancer et de Madagascar. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, (B), 13, 252 p.

CHEREVILLE, E. (1972). — La végétation du Territoire Français des Afars et des Issas. *Webbia*, 26/2 : 243-266.

COETZEE, J. A. (1967). — Pollen analytical studies in East and Southern Africa. *in :* VAN ZINDEREN BAKKER E. M. (ed.) — *Palaeoecology of Africa*, 3, 146 p. Cape Town : Balkema.

FAURE, H. (1969). — Lacs quaternaires du Sahara. *Mitt. Intern. Verein. Limnol.*, 17 : 131-146. Stuttgart.

FONTES, J.-C., POUCHAN, P., THIBAULT, C. (1979). — Radiochronology and isotopic paleoclimatology of continental and marine holocene deposits in the republic of Djibouti. International Symposium on Geodynamic evolution of the afro-arabian rift system, Rome, april 1979, abstracts : 42-43.

GASSE, F. (1975). — L'évolution des lacs de l'Afar central (Éthiopie et T.F.A.I.) du Plio-pléistocène à l'Actuel. Reconstitution des paléomilieux lacustres à partir de l'étude des diatomées. Thèse ronéotypée, Paris, vol. I : 406 p., vol. II : 103 p., vol. III : 59 pl.

GASSE, F. (1977*a*). — Evolution of Lake Abhé (Ethiopia and T.F.A.I.), from 70 000 b.p., *Nature*, 265 : 42-45.

GASSE, F. (1977*b*). — Les groupements de diatomées planctoniques : base de la classification des lacs quaternaires de l'Afar Central (Éthiopie et T.F.A.I.). *in : Recherche française sur le Quaternoire*, INQUA 1977, suppl. au *Bull. de l'AEFQ*, 50 : 207-234.

GASSE, F. (sous presse). — Late Quaternary changes in lake-levels and diatom assemblages on the Southeastern margin of the Sahara. *in* : Proceedings of the Symposium « Sahara and Surroundings areas, Mainz, April 1979, P. ROGNON, M. SARTHEIM et E. SEIBOLD Ed., *Palaeoecology of Africa, 12*, Rotterdam, Balkema.

GASSE, F., DELIBRIAS G. (1976). — Les lacs de l'Afar central (Éthiopie et T.F.A.I.) au Pléistocène supérieur. *in : Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese Pleistocene, 4* : 529-575.

GASSE, F., ROGNON P., STREET F. A. (sous presse). — Quaternary history of the Afar and Ethiopian Rift Lakes, *in* : M. A. J. WILLIAMS and H. FAURE (Eds). « The Sahara and the Nile » : Rotterdam, Balkema.

GASSE, F., STREET F. A. (1978). — Late Quaternary lacustrine environments of the Northern Rift valley and Afar Region (Ethiopia and T.F.A.I.), *Paleogeog., Paleoclimat., Paleoecol., 24* : 279-325.

HAMILTON, A. C. (1977). — An upper pleistocene pollen diagram from highland Ethiopia. *X^e Congrès INQUA*, Birmingham, 1977, abstracts : 193.

HARVEY, T. (1976). — The paleolimnology of Lake Mobutu Sese Seko, Uganda — Zaïre, the last 28 000 years. Thèse PhD, Duke University.

HOLTHSHIP, S. A. (1976). — The paleolimnology of Lake Manyara, Tanzania : a diatom analysis of a 56-meter sediment core. Thèse PhD, Duke University.

KENDALL, R. L. (1969). — An ecological history of the Lake Victoria Basin. *Ecol. monogr.*, 39 : 121-176.

KOENIGUER, J. C. (1976). — Bois et Graminées dans le Quaternaire de l'Afar central. *Actes du 101^e Congr. nat. des Sociétés savantes*, sciences, fasc. 1 : 165-174.

LIVINGSTONE, D. A. (1967). — Post-glacial vegetation of the Ruwenzori mountains in equatorial Africa. *Ecol. Monogr.*, 37 : 25-52.

LIVINGSTONE, D. A. (1975). — Late quaternary climatic changes in Africa. *Annual review of ecology and systematics*, 6 : 249-280.

LIVINGSTONE, D. A. (sous presse). — Environmental changes in the Nile head waters. *in:* WILLIAMS M. A. J., FAURE H. (Eds.), « The Sahara and the Nile », Rotterdam : A. A. Balkema.

LONGHITANO, N., BAVAZZANO, R. (1973). — Researches on the vegetation of the middle valley of the Awash River (Ethiopia). *Webbia*, 28/2 : 543-565.

MALEY, J. (1973). — Mécanisme des changements climatiques aux basses latitudes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 14 : 193-226.

MALEY, J. (1977*a*). — Analyses polliniques et paléoclimatologie des douze derniers millénaires du bassin du Tchad (Afrique centrale). *in : Recherches françaises sur le Quaternaire*, INQUA 1977, suppl. au *Bull. de l'AFEQ*, 50 : 187-197.

MALEY, J. (1977*b*). — Palaeoclimates of Central Sahara during the early Holocene. *Nature*, 269 : 573-577.

MORRISON, M. E. S. (1968). — Vegetation and climate in the uplands of South Western Uganda during the later Pleistocene period : Muchoya Swamp, Kigezi district. *J. Ecology*, 56 : 363-384.

Source : MNHN, Paris

Morrison, M. E. S., Hamilton, A. C. (1974). — Vegetation and climate in the uplands of South-Western Uganda during the later Pleistocene period. *J. Ecology*, 62 : 1-31.

Niklewski, J., Van Zeist, W. (1970). — A late Quaternary pollen diagram from Northwestern Syria. *Acta botan. Neerl.*, 19/5 : 737-754.

Pichi-Sermolli, R. E. G. (1957). — Una carta geobotanica dell'Africa orientale (Eritrea, Ethiopia, Somalia). *Webbia*, 13/1 : 15-132.

Potter, L. D., Schoenwetter, J., Oldfield, F. (1975). — Pollen analytical procedures and methods of presentation *in* « *Late Pleistocene Environments of the Southern High Plains* ». *Fort Burgwin Research Center Publ.* 9, F. Wendorf J. O. Hester ed., Ranchos de Taos.

Richardson, J. L., Richardson, A. E. (1972). — History of an African Rift Lake and its climatic implications. *Ecol. Monogr.*, 42 : 499-534.

Richardson, J. L., Harvey, T., Holnship, S. (1976). — Diatoms in the history of shallow East African Lakes. *Polsk. Arch. Hydrobiol.*, 25/1-2 : 341-354.

Riollet, G., Bonnefille, R. (1976). — Pollen des Amarantbacées du bassin du lac Rodolphe (Afrique orientale). Déterminations génériques et spécifiques. *Pollen et Spores*, 18 : 67-92.

Rognon, P., Gasse, F. (1973). — Dépôts lacustres quaternaires de la basse vallée de l'Awash (Afar, Éthiopie) ; leurs rapports avec la tectonique et le volcanisme sous-aquatique. *Rev. Geogr. Phys. Geol. Dyn.* (2) 15-3 : 295-315.

Rognon, P. (1976). — Essai d'interprétation des variations climatiques au Sahara depuis 40 000 ans. *Rev. de Géogr. Phys. et de Géol. Dyn.*, (2), 18, 2-3 : 251-282.

Rognon, P. (1976). — Les oscillations du climat saharien depuis 40 millénaires. Introduction à un vieux débat. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.*, (2), 18, 2-3 : 147-156.

Rognon, P., Williams, M. A. J. (1977). — Late quaternary climatic changes in Australia and N. Africa : a preliminary interpretation. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 21 : 285-327.

Servant, M. (1973). — Séquences continentales et variations climatiques : évolution du bassin du Tchad au Cénozoïque Supérieur. Thèse Dr État, Paris, 348 p.

Servant, M., Servant-Vildary, S., Carmouze, J. P., Fontes, J. C., Maley, J. (1976). — Paléolimnologie des lacs du Quaternaire récent du Bassin du Tchad : Interprétations paléoclimatiques. Paper Research at the 11d International Symp. of Paleolimnology, 14th-20th September, 1976, Mikoaiki, Doland, 20 p.

Street, F. A. (1979). — Late quaternary precipitation estimates for the Ziway-Shala Basin, Southern Ethiopia. *in* : Van Zinderen Bakker E. M., Coetzee J. A. (Eds.) « Palaeoecology of Africa », 11 : 135-144, Rotterdam : A. A. Balkema.

Street, F. A., Gasse, F. (1979). — Recent developments in research into the Quaternary climatic history of the Sahara. *in* : J. A. Allan (Eds.), The Sahara : ecological change and early economic history. London, School of Oriental and African Studies.

Street, F. A., Grove, A. T. (1976). — Environmental and climatic implications of Late Quaternary lake-level fluctuations in Africa. *Nature*, 261 : 385-390.

Van Campo, M. (1975). — Pollen analyses in the Sahara. *in* : Wendorf F. (ed.) — Northeast African land Levantine Pleistocene prehistory : 45-64.

Van Campo, E. (1979). — Analyse pollinique d'une carotte marine au Sud de l'Arabie : variations climatiques depuis 120 000 ans. Résumé *in* « *Palynologie et climats* », IVe Symposium A P L F, Paris 16-18 Oct. 1979.

Van Zeist, W., Bottema, S. (1977). — Palynological investigations in Western Iran. *Palaeohistoria*, 19 : 19-95.

Van Zinderen Bakker, E. M. (1969). — Intimations on Quaternary palaeoecology of Africa. *Acta botan. Neerl.*, 18/1 : 230-239.

Williams, M. A. J., Adamson, D. A. (1971). — Late Pleistocene dessication along the White Nile. *Nature*, 248 : 584-586.

Wright, H. E. (1967). — Modern pollen rain in Western Iran, and its relation to plant geography and quaternary vegetational history. *J. Ecology*, 55 : 415-443.

Source : MNHN, Paris

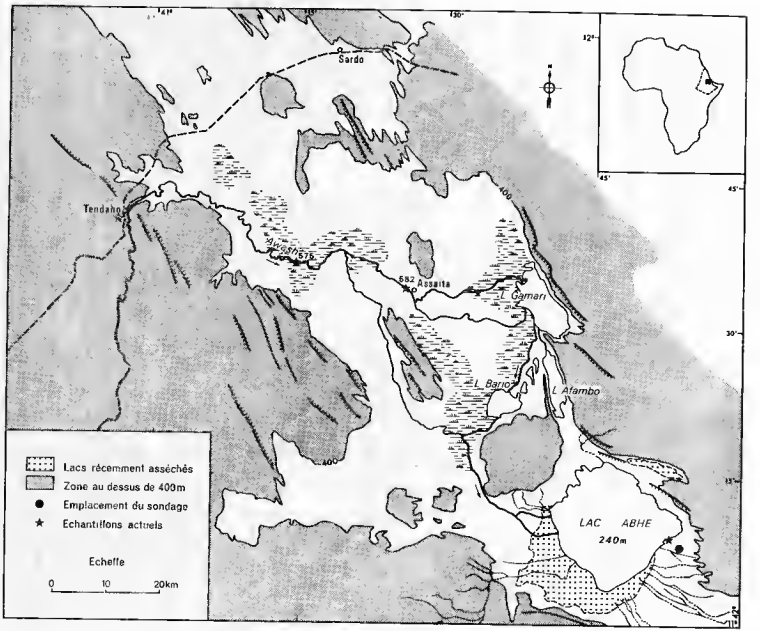


FIG. 1. — Bassin tectonique du lac Abhé, localisation du sondage et des échantillons actuels de comparaison.

Source MNHN, Paris

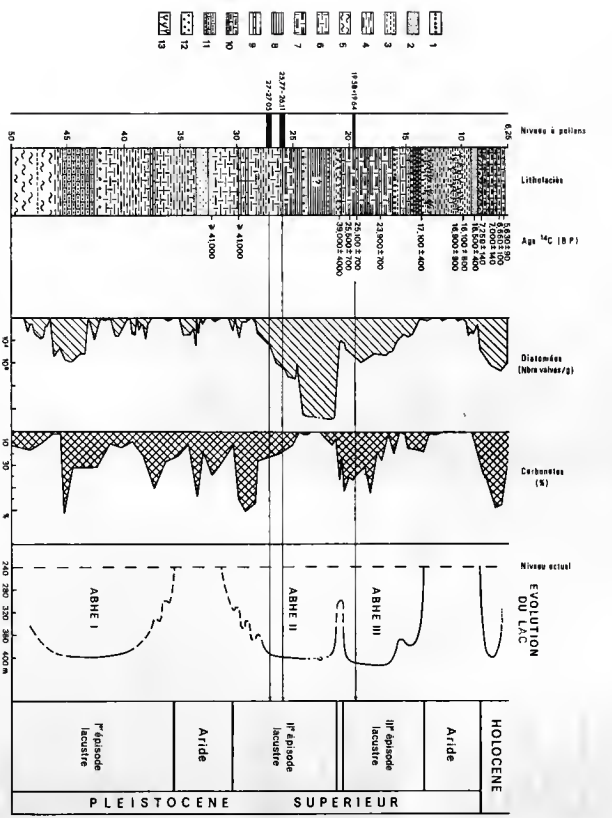


FIG. 2. — Principales étapes de l'évolution du lac Abhé, d'après l'étude du sondage. Localisation des niveaux à pollens. Légende : 1, Graviers ; 2, sables ; 3, silts ; 4, argiles vertes ou grises ; 5, argile brune ; 6, argile calcaire ; 7, diatomite argilo-calcaire ; 8, diatomite pulvérulente ; 9, niveau calcaire ; 10, calcaire argileux homogène ; 11, calcaire homogène ; 12, concrétions calcaires ; 13, racines silicifiées de graminées.

Source : MNHN, Paris

	27-27,05 m		25,77-26,11 m		19,58-19,64 m		Actuel	
	Nbre.	%	Nbre.	%	Nbre.	%	Nbre.	%
I. — Taxa de montagne								
(a) Artemisia	—		2		—		—	
Hagenia abyssinica	—		2		—		—	
Hypericum	—		—		1		—	
Anthospermum	1		—		3		—	
Schefflera	—		—		2		—	
Myrica cf salicifolia	—		—		3		—	
Myrica cf. kandtiana	2		6		2		—	
Brucea	—		1		—		—	
Macaranga	—		—		1		—	
Sapium	—		1		1		—	
Pygeum	—		—		1		—	
Podocarpus	15	3 %	61	4,9 %	25	1,8 %	3	0,5 %
T(a)	18	3,6 %	73	5,9 %	39	2,9 %	3	0,5 %
(b) Olea cf. bochstetteri	—		3		5		—	
Olea cf. africana	1		15	1,2 %	8		—	
Linociera	—		—		1		—	
Ulmaceae (cf. Trema)	—		2		—		—	
Teclea	—		2		—		—	
Sapotaceae type Mimusops	1		7		2		—	
Nuxia	—		2		—		—	
Rhus	—		1		1		—	
Rumex	—		2		—		—	
Dodonaea viscosa	—		1		—		—	
Spores de Pteridophytes	—		2		—		—	
T(b)	2	0,4 %	37	2,9 %	17	1,2 %		
T(a + b)	20	4,0 %	110	8,8 %	56	4,1 %	3	0,5 %
II. — Taxa de forêt sivéraine								
Ziziphus	2		—		1		—	
Combretaceae	3		3		5		—	
Sapindaceae (2 sp.)	1		—		7		—	
Myrtaceae	2		—		—		—	
Bridelia	—		—		2		—	
Lannea	—		—		1		—	
Vitaceae cf. Cayratia	1		—		—		—	
Cassia	—		—		1		—	
Acalypha	—		—		1		—	
Pterolobium	—		1		—		—	
Tamarix	—		3		—		—	
Ricinus	—		1		—		—	
Salvadoraceae	—		—		—		1	
TII	9	1,8 %	8	0,6 %	18	1,3 %	1	0,2 %

© MNHN, Paris

III. — Taxa de savane								
(a)								
Acacia type mellifera	—		—		—		3	0,5 %
Commiphora	—		4		—		—	
Capparaceae (cf. Cadaba/Maerua)	—		2		—		—	
Cordia	—		1		—		—	
Grewia	—		1		—		—	
Hyphaene	1		2		5		—	
Sterculiaceae cf. Hermannia	1		3		—		—	
(b) Acanthaceae cf. Dicliptera/Hypoestes	—		1		1		—	
Acanthaceae Justicia	—		—		1		1	
Aizoaceae	—		1		—		—	
Amaranthaceae	—		—		3		—	
Amaranthaceae cf. Achyranthes	1		1		1		2	
Amaranthaceae cf. Celosia	—		19	1,5 %	6		—	
Amaranthaceae cf. Aerva javanica	—		—		—		41	7,5 %
Amaranthaceae cf. Aerva lanata	5	1 %	44	3,5 %	2		—	
Amaranthaceae cf. Digera	—		—		1		—	
Amaranthaceae/Chenopodiaceae	5	1 %	30	2,4 %	—		8	1,5 %
cf. Suaeda	95	19 %	70	5,6 %	10		9	1,6 %
Caryophyllaceae cf. Drymaria	1		5		—		—	
Compositae tubuliflorae	2		5		4		1	
Euphorbia type hypericifolia	4		12	1 %	3		2	
Compositae liguliflorae	—		—		1		—	
Convolvulaceae	—		1		—		1	
Ephedra	—		1		—		—	
Indigofera	2		—		—		—	
Cissus	—		1		—		—	
Solanum	—		—		—		1	
Tribulus	2		1		—		1	
Nyctaginaceae cf. Boerhavia	—		—		—		1	
Umbelliferae (3 sp.)	—		3		—		1	
Tab	119	23,7 %	208	16,7 %	38	2,8 %	72	13,1 %
IV. — Taxa ubiquistes								
Gramineae	319	63,5 %	845	68 %	1 213	89,1 %	251	45,7 %
Cyperaceae	24	4,8 %	49	3,9 %	17	1,2 %	217	39,5 %
Typha	4	0,8 %	13	1 %	15	1,1 %	3	
Spores d'Anthocerotales	1	—	—		—		—	
Indéterminés	6	1,2 %	10		4		2	
TOTAL	502		1 243		1 361		549	

Tabl. 2. Résultats des analyses polliniques pléistocènes du sondage du lac Abhé, comparaison avec un échantillon actuel.

Source MNHN, Paris

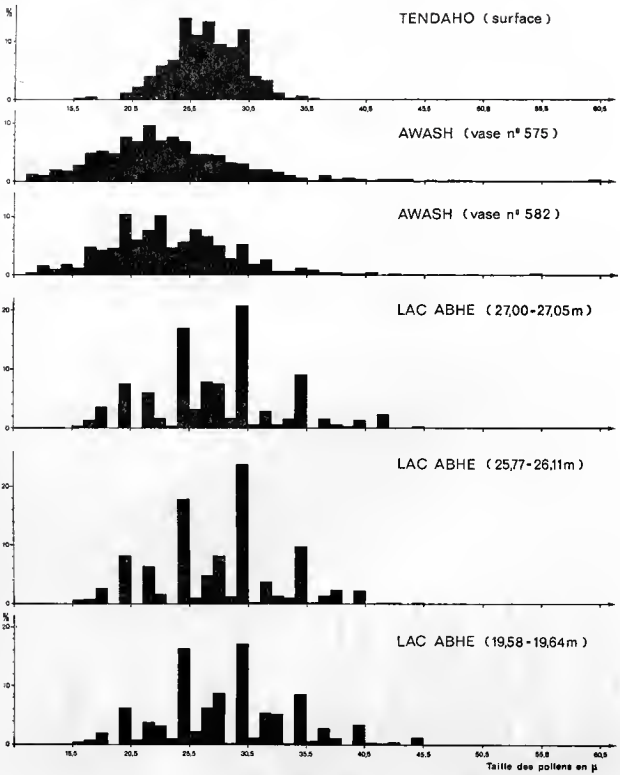


FIG. 3. — **Histogrammes de tailles des pollens de graminées dans les échantillons actuels et pléistocènes (nombre de mesures 500).**

Source : MNHN, Paris

INTERPRÉTATION CLIMATIQUE DES DONNÉES PALYNOLOGIQUES PLIO-PLÉISTOCÈNES DANS LA RÉGION EST DU LAC TURKANA (KENYA)

PAR

A. VINCENS *

Résumé. — Cet article présente une première synthèse des résultats palynologiques des dépôts plio-pléistocènes d'Est Turkana, Kenya. Actuellement, 10 spectres à microflores riches et variées ont été extraits des sédiments lacustres de la Formation de Koobi Fora. Chaque spectre pollinique est bien localisé dans la stratigraphie générale et replacé dans son contexte sédimentaire et paléogéographique. L'ensemble des données fossiles, comparées aux résultats obtenus sur la sédimentation pollinique actuelle dans le lac Turkana, permettent de tenter une première interprétation sur les conditions climatiques et leur évolution dans cette région, entre 3 et 1.5 M.A.

Summary. — The aim of this paper is to present a preliminary synthesis of the palynological data obtained from plio-pleistocene deposits at East Turkana, Kenya. 10 pollen spectra with numerous and diversified pollen types have been extracted from the lacustrine sediments of the Koobi Fora Formation. Each pollen spectrum, well located in the general stratigraphy is situated in the sedimentary and paleogeographical background. The fossil pollen data are compared with modern data obtained from palynological studies on recent sediments from the Lake Turkana. Based on this comparison, some of the major aspects of climatic trends between 3 and 1.5 m.y. are given for the area.

Les études palynologiques effectuées dans la région Est du lac Turkana, Kenya, font partie d'un vaste programme de recherches, « L'East Rudolf Research Expedition », qui a débuté en 1969, à la suite de la découverte de formations sédimentaires lacustres et fluviatiles, d'âge plio-pléistocène, très riches en restes paléontologiques, paléoanthropologiques et archéologiques (LEAKEY M. G., LEAKEY R. E. F., 1978). Les analyses ont été entreprises conjointement et en complément aux études géologiques et sédimentologiques (BEHRENSMEYER A. K., 1970, BOWEN B. E., 1974, FINNLATER I. C., 1976). Elles ont pour but de déterminer le paléoenvironnement du lac, de suivre son évolution entre 3 et 1,5 M.A., et d'établir sous quelles conditions les modifications mises en évidence ont pu intervenir.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Cadre géographique

Le lac Turkana se trouve au Nord du Kenya, en zone intertropicale, par 3 à 4° Nord, 36° Est, à une altitude de 400 m. Il s'agit du plus grand lac situé dans la branche est du Rift Est africain avec

* Laboratoire de Géologie du Quaternaire, Université de Luminy, 13288 Marseille Cedex 2.

Source : MNHN, Paris

250 km de long. Il est actuellement alimenté, au Nord par le fleuve Omo, source principale d'apports en eau douce, au Sud-Ouest par deux rivières temporaires, la Kerio et la Turkwel. La végétation locale est une steppe subdésertique à *Acacia* et *Commiphora*. Y sont présentes également un certain nombre de plantes succulentes caractéristiques des déserts d'Afrique orientale : *Adenium obesum*, *Adenia venenata*, *Asclepiadaceae* (Walter H., 1971). La pluviosité moyenne annuelle est de l'ordre de 150 à 200 mm. La température moyenne annuelle est de 29°C (Butzer K. W., 1971).

Cadre géologique

Les séries plio-pléistocènes qui affleurent au Nord-Est du lac Turkana (Fig. 1) consistent en 325 m de sédiments fluviatiles, deltaïques et lacustres, reposant en discordance sur un substrat volcanique mio-pliocène. Ces séries ont été divisées en trois principales unités lithologiques ou Formations (Fig. 2). Celles-ci sont délimitées par des niveaux marqueurs tufacés qui ont été datés par diverses méthodes radiométriques : K/Ar (Cerling T. E. et *al.*, 1979), $^{40}AR/^{39}$ Ar (Fitch F. J. et *al.*, 1974, Fitch F. J. et Miller J. A., 1975) et le paléomagnétisme (Brock A. et Isaac G. Ll., 1975, Hillhouse J. W. et *al.*, 1977). Dans l'espace, les affleurements, souvent discontinus, sont répartis en zones géographiques ou Area (Findlater I. C., 1976).

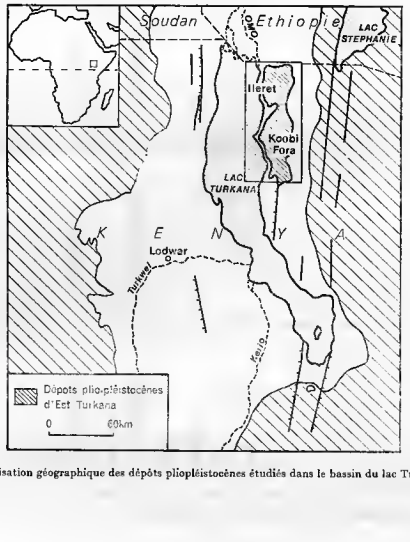


Fig. 1. — Localisation géographique des dépôts pliopléistocènes étudiés dans le bassin du lac Turkana (Kenya).

Source : MNHN, Paris

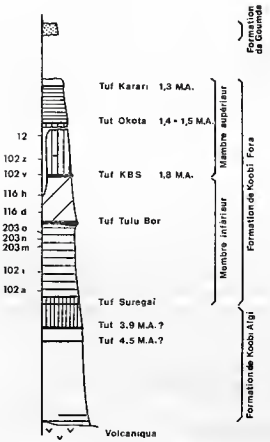


Fig. 2 ← Position stratigraphique des spectres polliniques plio-pléistocènes d'Est Turkana (Kenya) ... (Coupe schématique d'après I. FINDLATER, 1976)

MÉTHODOLOGIE

Prélèvement des échantillons

Deux missions d'échantillonnage ont déjà été effectuées à Est Turkana et près de 200 échantillons prélevés. Ceux-ci ont été choisis de préférence dans des sédiments d'origine lacustre, dans plusieurs zones d'affleurements. Chaque échantillon est repéré par le numéro de la zone considérée, suivi d'une lettre correspondant au prélèvement palynologique (ex. 102a).

Identification des pollens et présentation des résultats

Les pollens fossiles rencontrés dans les sédiments plio-pléistocènes ont été identifiés d'après la collection de pollens de plantes actuelles d'Afrique de l'Est du Laboratoire de Géologie du Quaternaire.

Dans la présentation des résultats et afin de faciliter l'interprétation des spectres, les taxa rencontrés ont été regroupés selon 5 ensembles qui sont identiques à ceux définis dans de précédentes

Source : MNHN, Paris

publications (Bonnefille R., Vincens A., 1977). Outre les résultats obtenus sur les sédiments fossiles, nous avons indiqué les résultats obtenus sur la sédimentation pollinique actuelle dans le lac Turkana (Fig. 3). Ceux-ci ont été obtenus par l'analyse de 25 échantillons de sondages (sommet de carottes) et de draguages effectués en 1973 par R. F. Yuretich (Yuretich R. F., 1979). Nous avons indiqué, pour chaque cas, les valeurs minimales et maximales des pourcentages. Ces résultats nous permettent déjà d'avoir une idée de la dispersion, du transport et de la sédimentation actuelle des pollens dans le lac Turkana. Les résultats détaillés de ces analyses feront l'objet d'une publication ultérieure.

ANALYSE PALYNOLOGIQUE DES SÉDIMENTS PLIO-PLÉISTOCÈNES

Parmi les 200 échantillons actuellement prélevés dans les dépôts lacustres plio-pléistocènes d'Est Turkana, 10 contiennent des pollens en quantité importante. Ils proviennent tous de la Formation de Koobi Fora et se situent donc entre le dépôt du Tuf Suregei (non daté) et le dépôt du tuf Okote (1,4-1,5 M.A.). Leur position stratigraphique précise est donnée sur la fig. 2. Ces échantillons polléniférès ont été prélevés dans plusieurs zones d'affleurements : 1 spectre (KFFP 1) provient de la zone 12, à Ileret[1](Bonnefille R., 1976), 4 spectres de la zone 102 (Bonnefille R., Vincens A., sous presse). Parmi les 5 autres, 3 proviennent de la zone 203 et 2 de la zone 116 (Vincens A., non publié). La nature sédimentologique des échantillons ayant fourni ces spectres fossiles, ainsi que leur environnement de dépôts, sont donnés dans le tableau nº 1.

Tabl. 1. — Contexte sédimentologique et paléoenvironnement sédimentaire des spectres polliniques fossiles d'Est Turkana (Kenya).

spectres polliniques	nature sédimentologique	environnement sédimentaire (Findlater I., 1976)
12	sable consolidé	fluvio-deltaïque
102 z	dalle à Gastéropodes	lacustre peu profond, proche du rivage
102 v	dalle à Gastéropodes	lacustre peu profond, proche du rivage
116 h	silt	lacustre de faible énergie
116 d	silt	lacustre de laible énergie
203 o	niveaux argileux noirs, inter-stratifiés avec des niveaux sableux à Gastéropodes	lacustre de laible énergie
203 n		
203 m		
102 f	argile noire à Ostracodes	lacustre
102 a	argile grise varvée	lacustre

Pour chacun des échantillons, les pollens ont été comptés jusqu'à épuisement du culot. Les résultats sont présentés en regroupant les taxa polliniques par affinités floristiques.

1. — *Ensemble des taxa de forêt de montagne*

Cet ensemble de taxa a été rencontré dans tous nos spectres fossiles (excepté 102a) en pourcentages et composition variables (Fig. 3). Certains auteurs ont noté l'intérêt de la présence de tels taxa

1. Par souci d'homogénéité de repérage des spectres, l'échantillon KFFP 1 (Bonnefille R., 1976) sera désigné ici par son numéro de zone : 12.

Source : MNHN, Paris

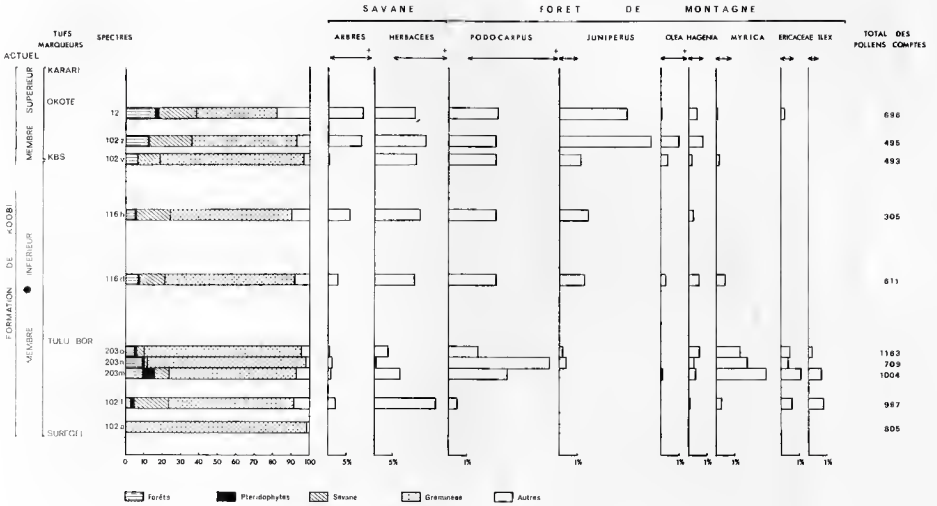


Fig. 3 : Diagramme montrant l'évolution des pourcentages des principaux groupes de taxa et genres de forêt de montagne dans les spectres polliniques plio-pléistocènes d'Est Turkana - Kenya (% calculés par rapport au total des pollens comptés).

Source MNHN, Paris

(Bonnefille R., 1979) dans les spectres fossiles et ont essayé, à la lumière des données sur la sédimentation pollinique actuelle, d'interpréter en terme climatique leurs variations quantitatives et qualitatives. Ces taxa en effet présentent un intérêt certain. Il s'agit actuellement de genres et d'espèces allochtones à la région du lac Turkana. On les trouve à une distance minimale du lac de 150 km, sur les zones d'altitude supérieure à 1 500 m, au Nord sur les plateaux éthiopiens (Logan W. E. M., 1946, Pichi-Sermolli R. E. G., 1957), au Sud sur les plateaux kenyans (Agnew A. D., 1974, Dale I. R., Greenway P. J., 1961). Par leur présence dans nos spectres, ces taxa nous donnent donc une image de la paléoflore régionale, de sa composition et des modifications qu'elle a subies entre 3 et 1,5 M.A.

Les variations des pourcentages de ces taxa de montagne dans les spectres fossiles nous ont permis de définir 3 grandes « périodes » au cours du Plio-Pléistocène. Chaque période est définie par un certain nombre de spectres présentant des compositions qualitatives et quantitatives voisines.

• *Période antérieure à 2,1 M.A.*

Cette période est représentée par 4 spectres dont la composition microfloristique au niveau des taxa de montagne est très homogène (102 f, 203 m, 203 n, 203 o). Un de ces spectres 102 f a déjà été décrit précédemment (Bonnefille R., Vincens A., sous presse) et les conclusions et interprétations que nous en avons tirées se trouvent largement confirmées par les 3 nouveaux spectres de la zone 203.

Les spectres polliniques de cette période sont caractérisés par la présence de taxa particuliers qui sont : *Ilex*, *Ericaceae*, *Myricaceae*.

Parmi les pollens du genre *Ilex*, une partie des grains trouvés ont été attribués à l'espèce *Ilex mitis* avec certitude. Les autres grains, par leur taille plus réduite et des clavac plus petites, ne semblent pas pouvoir être rattachés à cette espèce, qui seule existe actuellement en Afrique de l'Est (Verdcourt B., 1968).

Les pollens d'*Ilex* ont été trouvés avec des pourcentages atteignant 0,7 et 0,8 % dans deux échantillons : 102 f et 203 m. D'après les études et observations de la pluie pollinique actuelle, le pollen d'*Ilex* est peu dispersé (Hamilton A. C., 1972). Dans la région du Lac Turkana, il n'a jamais été trouvé dans les échantillons de surface. Dans les sédiments actuels du lac, nous l'avons trouvé dans deux échantillons du delta de l'Omo, en pourcentages faibles 0,2 et 0,5 % du total. Il a également été trouvé dans une vase de la rivière Omo en pourcentage de 0,01 % (Bonnefille R., 1972). Actuellement, les plus proches forêts dans lesquelles on trouve *Ilex* sont situées à une distance de 150 kilomètres du lac Turkana, sur les plateaux éthiopiens. A longue distance, son pollen est donc très peu dispersé et uniquement transporté par voie fluviatile.

Dans les spectres antérieurs à 2,1 M.A., nous avons aussi mis en évidence la présence d'*Ericaceae* et de *Myricaceae* en pourcentages nettement supérieurs à ceux obtenus dans les sédiments actuels. Si les pollens de *Myricaceae* sont considérés comme étant bien dispersés (Hamilton A. C., 1972), les idées sont très divergentes pour les pollens d'*Ericaceae*. Pour certains auteurs, ce pollen peut être transporté par voie aérienne sur plus de 800 km (Maley J., 1972). Pour d'autres, il ne serait que peu dispersé (Hamilton A. C., 1972, Bonnefille R., 1972). Dans le bassin du lac Turkana, nous l'avons trouvé dans un échantillon de surface (0,1 %) ainsi que dans les sédiments lacustres avec un maximum de 0,7 % dans le delta de l'Omo. Actuellement les zones à *Ericaceae* les plus proches se trouvent à une distance de 200 km du lac Turkana (Pichi-Sermolli R. E. G., 1957). On les trouve à partir de 2 000 m d'altitude dans les clairières de forêts. Mais elles sont les plus abondantes au-delà de la limite supérieure des zones forestières, à des altitudes variant entre 3 000 et 3 700 m suivant l'exposition des versants montagneux, où elles forment une « ceinture » (Hedberg O., 1951). La dispersion des pollens d'*Ericaceae* dans le bassin du lac Turkana, peut donc se faire sur une longue distance par voie aérienne mais l'essentiel de son transport est, comme pour *Ilex*, assuré par voie fluviatile. Il en est de même pour les pollens de *Myricaceae*, plus abondants dans les sédiments actuels du delta de l'Omo (0,8 %) que dans les échantillons de surface (0,2 %).

Outre la présence de ces taxa particuliers, nous avons trouvé également des pollens de *Podocarpus* et *Hagenia abyssinica*, en pourcentages équivalents ou inférieurs à ceux obtenus dans les sédiments actuels, ainsi que de très rares pollens d'*Olea* et *Juniperus*.

1. La détermination de ces pollens a été confirmée par D. Lobreau.

Source : MNHN, Paris

D'après la configuration de la paléogéographie pour cette période antérieure à 2,1 M.A. dans la région est du lac (Fig. 4), la position de nos échantillons dans cette paléogéographie, le mode de transport de taxa tels qu'*Ilex, Ericaceae, Myricaceae,* deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer leurs pourcentages de représentation dans les spectres fossiles. Soit la rivière arrivant en rive est du paléolac avait un débit plus important que l'actuel rivière Omo, débit qui a permis un apport plus grand de ces taxa. Soit les ceintures forestières étaient établies à des altitudes plus basses, donc se situaient à une plus courte distance du lac qu'actuellement. Ces deux hypothèses sont en fait la conséquence d'un même phénomène, c'est-à-dire des conditions climatiques humides.

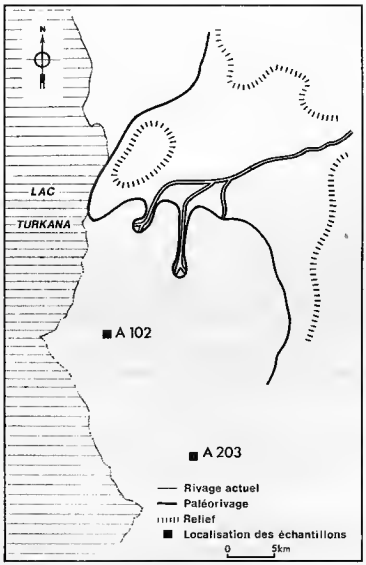


Fig. 4. — Paléogéographie du lac Turkana entre le dépôt des tufs Suregei et Tulu Bor, région de Koobi Fora, Kenya (d'après I. Findlater, 1976).

Source : MNHN, Paris

• *Période comprise entre 2,1 et 1,8 M.A.*

Pour cette période qui représente 300 000 ans, les résultats palynologiques sont plus succincts, deux spectres seulement ont été obtenus. Ils nous apportent cependant des renseignements intéressants. Les taxa caractéristiques de la période précédente disparaissent (*Ilex*, *Ericaceae*) ou ne sont plus que très faiblement représentés (*Myricaceae*). *Podocarpus* est toujours présent, *Juniperus* apparaît avec des pourcentages supérieurs à ceux trouvés dans les sédiments actuels. Ces deux spectres témoigneraient de conditions plus sèches qu'auparavant, avec des tendances climatiques dans le sens d'un refroidissement surtout marquées par le développement, en altitude, de forêts à *Juniperus*.

• *Période postérieure à 1,8 M.A.*

Au cours de cette période *Juniperus* atteint, dans l'échantillon 102 z, un pourcentage très important (5 % du total). *Podocarpus* est toujours présent mais peu abondant. Il faut noter la présence de pollens d'*Olea* en pourcentage de 1 % dans le spectre 102 z où *Juniperus* est abondant. Actuellement, en Éthiopie, *Olea* se trouve occasionnellement en association avec *Podocarpus*. Il atteint son maximum de développement dans les forêts sèches à *Juniperus* (Logan W. E. M., 1946). La composition de ces spectres confère à cette période postérieure à 1,8 M.A. un caractère encore plus froid que pour la période antérieure. Cependant, l'apport important de pollens de *Juniperus* laisse supposer qu'à nouveau, les ceintures forestières se sont trouvées plus basses en altitude, donc plus rapprochées qu'actuellement du paléolac.

2. — *Ensemble des taxa de forêt riveraine.*

Dans tous les spectres, les taxa de forêt riveraine sont peu représentés. Les espèces caractéristiques de ce type de végétation, tel qu'il existe actuellement le long de l'Omo, sont absentes ou présentes sous forme d'un ou deux grains seulement. Par contre des pollens identifiés comme *Hyphaene/Borassus* ont été trouvés dans les échantillons 102 f et 102 v, ainsi que dans ceux des zones 203 et 12. Dans l'analyse des sédiments actuels du lac Turkana, nous avons trouvé ce type de pollen uniquement dans le delta des rivières Kerio et Turwel, le long desquelles il existe des peuplements d'*Hyphaene* (Hemming C. F., 1972). Ce pollen, transporté par voie fluviatile, n'est pas dispersé dans le lac. Il est donc un bon indicateur de l'existence de palmeraies le long des rivières alimentant par l'Est le paléolac.

3. — *Ensemble des taxa de savane*

Les taxa qui constituent cet ensemble correspondent aux espèces qui se trouvent actuellement dans l'environnement immédiat du lac. Ils ont donc un caractère plus local que ceux étudiés précédemment.

Les spectres fossiles présentent des pourcentages de taxa de savane faibles par rapport à ceux obtenus sur des sédiments actuels. Nous avons séparé cet ensemble en deux groupes : Les taxa arborescents et les taxa herbacés, qui nous apportent l'un et l'autre des informations sur la structure de ce couvert végétal et sur l'environnement du paléolac (fig. 3).

• *Taxa arborescents.*

Ils sont essentiellement représentés par *Acacia*, *Commiphora*, *Capparaceae* et *Salvadoraceae*. Leurs pourcentages sont variables. S'ils sont présents avant 2,1 M.A., c'est toujours très faiblement. Par contre, à partir de 2,1 M.A., les pourcentages sont plus importants. En particulier, *Acacia* et *Commiphora* atteignent des pourcentages égaux ou supérieurs à ceux trouvés dans les sédiments actuels du lac. En raison de la faible dispersion de leurs pollens (Bonnefille R., Vincens A., 1977), ces taxa sont de bons marqueurs de la végétation locale. Ils indiquent donc que, dès 2,1 M.A., le couvert végétal, dans l'environnement proche de la bordure du paléolac, est devenu plus boisé.

• *Taxa herbacés.*

La plupart de ces taxa sont représentés par des pollens du groupe des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*. Leurs pourcentages sont cependant faibles (< 15 % du total) comparés aux pourcentages

Source : MNHN, Paris

obtenus dans des échantillons actuels. Nous avons montré, dans une précédente publication par l'analyse d'échantillons de surface, que la production pollinique des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* était très locale (Bonnefille R., Vincens A., 1977). Cette observation se vérifie aussi dans les sédiments actuels du lac où les maxima de pourcentages de ce groupe se trouvent dans les échantillons les plus proches du rivage.

Actuellement, ces plantes sont très abondantes dans les zones arides et sur sols salés, comme c'est le cas pour la région du lac Turkana. Les faibles pourcentages de pollens de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* dans nos spectres, sont donc à mettre en relation à la fois avec des conditions climatiques différentes de l'actuel mais aussi avec la composition des eaux du paléolac.

Certains auteurs ont interprété les variations des pourcentages de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* en terme climatique. Des observations faites à partir de l'analyse d'échantillons de surface en Afrique du Sud, ont montré que la représentation des pollens de ce groupe dans les spectres était liée au taux de pluviosité. Les plus faibles pourcentages étaient enregistrés dans les spectres des zones où les pluies étaient les plus abondantes (Coetzee J. A., 1967). En Zambie, dans des spectres de sédiments pléistocènes, les faibles pourcentages de *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* sont interprétés comme indiquant que la région n'a jamais été extrêmement aride (Livingstone D. A., 1971).

Dans nos spectres, leurs pourcentages nettement inférieurs aux pourcentages obtenus sur des sédiments actuels indiquent donc qu'entre 3 et 1,5 M.A., la région du lac Turkana n'a jamais été aussi aride qu'actuellement.

Un autre facteur duquel dépend l'abondance ou non des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* est la nature des sols entourant le lac, directement liée à la composition de ses eaux. Des travaux récents ont montré que jusqu'à 1,8 M.A., s'étendait à l'Est Turkana un lac d'eau fraîche qui a par la suite fluctué entre un lac d'eau fraîche et un lac modérément alcalin (Cerling T. E., 1979). Des sols moins salés qu'actuellement entouraient donc le paléolac, qui expliquent, conjointement à des conditions climatiques plus humides, la faible représentation des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* dans nos spectres fossiles.

4. — *Ensemble des taxa ubiquistes*

Ces taxa représentent les plus grosses masses polliniques des spectres fossiles dues en particulier aux forts pourcentages des *Gramineae* (Fig. 3). Celles-ci sont toujours plus abondantes qu'actuellement. Étant donné la morphologie très homogène de leurs pollens, il n'a pas été possible de pousser la détermination au-delà de la famille. Ces taxa ont une écologie très variée. On les trouve dans tous les environnements floristiques cités précédemment. De plus, leurs pollens sont bien dispersés (Hamilton A. D., 1972), aussi nous n'excluons pas la possibilité qu'une partie de ces *Gramineae* soient allochtones. Cependant, lorsqu'on connaît l'aptitude qu'a le pollen de *Podocarpus* à se disperser et à se transporter, et les pourcentages avec lesquels on le trouve dans les spectres, nous pouvons supposer que la majeure partie des *Gramineae* sont locales.

De plus, il est possible que ces forts pourcentages de *Gramineae* soient en relation directe avec la faible représentation des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*. Le fait que les eaux du lac soient moins alcalines au cours du Plio-Pléistocène a pu créer, sur les paléorivages, un milieu plus favorable au développement des *Gramineae*.

Parmi les autres taxa ubiquistes, *Cyperaceae* et *Typhaceae* sont peu représentées dans nos spectres. Leur présence est directement liée à l'existence au cours de la période de dépôt des sédiments, d'une rivière venant de l'Est, ainsi que vraisemblablement de zones plus ou moins marécageuses en bordure du paléolac.

Des *Compositae tubuliflorae* sont aussi présentes dans tous les spectres. Dans le lac actuel, nous avons trouvé leur maxima de pourcentages dans les zones deltaïques où leur distribution suit celle des taxa allochtones de forêts. Ceci laisse supposer que la plupart des *Compositae tubuliflorae* ne sont pas locales mais ont été transportées dans le lac par la rivière.

Source : MNHN, Paris

5. — *Spores de Ptéridophytes*

Leur présence dans nos spectres fossiles est très irrégulière (Fig. 3). Les spores sont des éléments « lourds » et de nombreuses expériences et observations ont montré que celles-ci étaient au moment de leur production soit sédimentées *in situ*, soit transportées par voies fluviatiles (Van Campo E., 1978). Étant donné l'écologie et la répartition actuelle des Ptéridophytes en Afriques de l'Est, liée à la présence de forêts, leur représentation en pourcentages importants dans les spectres antérieurs à 2,1 M.A. et postérieurs à 1,8 M.A., en particulier le spectre 12, dans lesquels on trouve les maxima de taxa de forêts, est normale et correspond aux périodes les plus humides.

CONCLUSIONS

Les meilleures informations sur le climat et ses modifications entre 3 et 1,5 M.A. sont apportées par l'ensemble des taxa de forêts d'altitude, qui montrent les variations les plus significatives, tant du point de vue quantitatif que qualitatif.

Si les faibles pourcentages des *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* dans tous nos spectres nous indiquent que le climat n'a jamais été très aride, les taxa de forêts permettent de mettre en évidence des fluctuations importantes. Trois épisodes climatiques ont pu ainsi être définis. Pour la période antérieure à 2,1 M.A., la présence de taxa particuliers tels qu'*Ilex*, *Ericaceae*, *Myricaceae* en pourcentages supérieurs à ceux obtenus dans des sédiments actuels, ainsi que de *Ptéridophytes* nous a permis de mettre en évidence une période de climat humide.

La disparition de ces taxa et leur substitution par *Juniperus* met en évidence des tendances climatiques plus sèches et froides qui auraient eu lieu entre 2,1 et 1,8 M.A. La tendance froide s'accentue postérieurement à 1,8 M.A. avec un grand développement des forêts à *Juniperus* et *Olea*. Cependant, un plus grand apport de taxa de forêts et de Ptéridophytes laisse supposer que les conditions redeviennent légèrement plus humides, mais moins que pour la période antérieure à 2,1 M.A.

BIBLIOGRAPHIE

Agnew, A. D. Q. (1974). — Upland Kenya Wild Flowers. A flora of the ferns and herbaceous flowering plants of Upland Kenya. University Press, Oxford, 827 p.

Behrensmeyer, A. K. (1970). — Preliminary geological interpretation of a New Hominid Site in the Lake Rudoll Basin. *Nature*, 226 : 225-226.

Bonnefille, R. (1972). — Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (vallées de l'Awash de l'Omo). Thèse Université de Paris VI, 513 p.

Bonnefille, R. (1976). — Implications of pollen assemblage from the Koobi Fora Formation, East Rudolf, Kenya. *Nature*, 264 : 403-407.

Bonnefille, R. (1979). — Méthode palynologique et reconstitutions paléoclimatiques au Cénozoïque dans le Rift Est Africain. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (7), 21, nº 3 : 331-342.

Bonnefille, R., Vincens, A. (1977). — Représentation pollinique d'environnements arides à l'Est du Lac Turkana (Kenya). *Bull. AFEQ, INQUA* 1977-1, nº 50 : 235-247.

Bonnefille, R., Vincens, A. (sous presse). — Analyses palynologiques des sédiments plio-pléistocènes situés sous le tuf KBS, Lac Turkana (Kenya). Actes du VIIIe Congr. Panafr. Préhist. et d'Et. du Quatern., Nairobi, Sept. 1977, 5 p.

Bowen, B. E. (1974). — The geology of the Upper Cenozoic sediments in the East Rudolf embayment of the Lake Rudoll basin, Kenya. Ph D Thesis, Iowa State University, 164 p.

Source : MNHN, Paris

Brock, A., Isaac, G. Ll. (1975). — Reversal stratigraphy and its application at East Rudolf, in « Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin », Coppens Y., Howell F. C., Isaac G. Ll., Leakey R. E. F. eds., University of Chicago press : 148-162.

Butzer, K. W. (1971). — Recent History of an Ethiopian Delta. Research Papers, Dept. of Geography, University of Chicago, nº 136, 184 p.

Cerling, T. E. (1979). — Paleochemistry of Plio-Pleistocene lake Turkana, Kenya. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Palaeoecol.*, 27 : 247-285.

Cerling, T. E., Brown, F. H., Cerling, B. W., Curtis, G. H., Drake, R. E. (1979). — Preliminary correlations between the Koobi Fora and Shungura Formations, East Africa, *Nature*, 279 : 118-121.

Coetzee, J. A. (1967). — Pollen analytical studies in East and Southern Africa. Thèse Univ. Orange Free State, Cape Town, Palaeoecology of Africa, ed. E. M. Van Zinderen Bakker, 3, 146 p.

Dale, I. R., Greenway, F. J. (1961). — Kenya trees and shrubs. University Press, Glasgow, 654 p.

Findlater, I. C. (1976). — Stratigraphic analysis and palaeoenvironmental interpretation of u Plio/Pleistocene sedimentary basin East of Lake Turkana. Ph D thesis, Birkbeck College, University of London, 252 p.

Fich, F. J., Findlater, I. C., Watkins, R. T., Miller, J. A. (1974). — Dating of the rock succession containing fossil hominids at East Rudolf, Kenya. *Nature*, 251 : 213-215.

Fitch, F. J., Miller, J. A. (1975). — Conventional Potassium-Argon and Argon-40/Argon-39 of volcanic rocks from East Rudolf. In « Earliest man and Environments in the Lake Rudolf basin ». Coppens Y., Howell F. C., Isaac G. Ll., Leakey R. E. F. eds., University of Chicago press : 123-147.

Hamilton, A. C. (1972). — The interpretation of pollen diagrams from Highland Uganda. In Palaeoecology of Africa, Eds. E. M. Van Zinderen Bakker, 7 : 45-149.

Hedberg, O. (1951). — Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk Bot. Tidskr.*, 45 1 : 140-202, Uppsala.

Hemming, C. F. (1972). — The South Turkana Expedition. Scientific paper VIII. The Ecology of South Turkana : a reconnaissance classification. *Geograph. J.*, 138, part. 1 : 15-40.

Hillhouse, J. W., Nhomei, J. W. M., Cox, A., Brock, A. (1977). — Additional results on palaeomagnetic stratigraphy of the Koobi Fora Formation, of Lake Turkana (Lake Rudolf), Kenya, *Nature*, 265 : 411-415.

Leakey, M. G., Leakey, R. E. F. Ed. (1978). — Koobi Fora Research Project, vol. 1 : The fossil hominids and an introduction to their context, 1968-1974. Clarendon Press, Oxford, 250 p.

Livingstone, D. A. (1971). — A 22,000 year pollen record from the plateau of Zambia. *Limnology and Oceanography*, 16, nº 2 : 349-356.

Logan, W. E. M. (1946). — An introduction to the Forests of Central and Southern Ethiopia. *Imperial Forestry Institute Paper*, 24 : 1-66, Oxford, U.P.

Maley, J. (1972). — Le sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique centrale). *Pollen et Spores*, 14, nº 3 : 263-307.

Pichi-Sermolli, R. E. G. (1957) — Una carta geobotanica dell'Africa orientale (Eritrea, Ethiopia, Somalia). *Webbia*, 13, part. 1 : 15-132.

Van Campo, E. (1978). — Paléoflores et paléoclimats néogènes au Nord-Est de la Tunisie. Thèse Univ. Montpellier, 106 p.

Verdcourt, B. (1968). — *Aquifoliaceae*, in « Flora of Tropical East Africa ». Milne-Redhead E., Polhill R. M. Eds., 4 p.

Walter, H. (1971). — Ecology of Tropical and Subtropical vegetation. J. M. Burnett ed., Edimburg, 539 p.

Yuretich, R. F. (1979). — Modern sediments and sedimentary processes in Lake Rudolf (Lake Turkana) eastern Rift Valley, Kenya. *Sedimentology*, 26, 4 : 313-331.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PALÉOCLIMATS DU TERTIAIRE

APERÇU SUR LA VÉGÉTATION ET LE CLIMAT DES RÉGIONS MÉDITERRANÉENNES D'EUROPE OCCIDENTALE AU PLIOCÈNE ET AU PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR D'APRÈS L'ANALYSE POLLINIQUE

PAR

Jean-Pierre Suc *

Résumé. — L'analyse pollinique montre au début du Plaisancien l'existence d'un événement climatique se traduisant par l'installation d'un rythme méditerranéen (sécheresse estivale) correspondant à un refroidissement dans l'hémisphère nord. On observe ensuite des oscillations rapides dues à des variations thermiques globales mais dont la caractéristique principale résiderait dans des modifications du volume annuel des précipitations et de leur répartition saisonnière.

Summary. — Pollen analysis reveals that a climatic event took place in the lowermost Piacenzian resulting in a shift towards a mediterranean rhythm (dry summers) which corresponds to a cooler climate in the northern hemisphere. Then rapid oscillations (due to global thermic variations) are manifested. These are characterised by modifications of the annual volume and seasonal distributions of precipitations.

L'analyse pollinique réalisée sous un angle botanique fournit de précieux renseignements sur la végétation. Lorsqu'un diagramme pollinique montre des variations qui, toutes précautions prises, peuvent être interprétées comme des changements affectant la végétation et s'il est prouvé que ceux-ci ne sont pas d'ordre édaphique, l'analyse pollinique est alors la discipline privilégiée pour renseigner sur les variations des divers paramètres climatiques.

Les résultats présentés ici intéressent les régions méditerranéennes d'Europe occidentale et portent d'une part sur de nombreuses coupes pliocènes du Languedoc-Roussillon (France) et de Catalogne (Espagne) auxquelles nous rajouterons le site de Villaroya (province de Logroño, Espagne), d'autre part trois coupes du Pléistocène inférieur (Camerota : Campanie, Italie ; Bernasso : Languedoc, France ; Bóbila Ordis : Catalogne, Espagne).

1. Le Pliocène

Les affleurements pliocènes du Languedoc, du Roussillon et de Catalogne ne représentent qu'une faible partie du Pliocène, plus précisément la partie inférieure du Plaisancien, compte tenu des âges fournis par les micromammifères, des informations obtenues des foraminifères et de la stratigraphie (J. P. Suc, 1979).

* Laboratoire de Palynologie du CNRS, E.R. 25, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier cedex.

Source : MNHN, Paris

Les niveaux inférieurs renferment une microflore riche et très diversifiée avec une quantité élevée de pollens d'Abietaceae (cf. *Cathaya*, *Pinus*, *Tsuga*, ...), des Cupressaceae, des Taxodiaceae, *Alnus*, *Quercus*, des Juglandaceae, des Hamamelidaceae, *Ulmus-Zelkova* à côté d'un fort contingent de taxons méditerranéens (*Quercus* type-*ilex-coccifera*, *Phillyrea*, *Olea*, *Cistus*, *Rhus* cf. *cotinus*, *Pistacia*, ...) (A. Pons, 1964 ; J. P. Suc, 1976 a et b). La constance et l'homogénéité des nombreux spectres polliniques obtenus dans la plaine littorale semblent indiquer que la végétation devait correspondre à des mélanges forestiers complexes dont on ne retrouve pas l'équivalent actuellement.

Dans les niveaux supérieurs, la disparition des Taxodiaceae (accompagnée de celle d'autres taxons exotiques) implique un important recul de la forêt dans la plaine littorale où, semble-t-il, à côté des associations de bords de lagunes ou de ripisilves, ne vont subsister ensuite que les groupements méditerranéens. Ce changement qui affecte tous les représentants de la famille des Taxodiaceae et qui a été reconnu aussi bien dans des dépôts marins que lagunaires ou d'eau douce, et que l'on peut considérer synchrone pour cette province paléogéographique, doit être interprété comme le résultat d'une évolution climatique dont l'analyse pollinique nous permet de préciser les caractéristiques. On aurait pu imaginer un refroidissement important pour expliquer la disparition de tous les pollens de Taxodiaceae, mais cette hypothèse n'est pas concevable car le premier refroidissement important en Europe du Nord (Prétiglien ; W. H. Zagwijn, 1960) intervient près d'un million d'années après le changement observé en Languedoc-Roussillon-Catalogne où le site le plus récent, Sète-Lazaret, est antérieur au gisement de Wölfersheim à flore brunssumienne (W. H. Zagwijn, 1974 ; J. Michaux, J. P. Suc et J. L. Vernet, 1979 ; K. Brunnacker et W. Boenigk, 1976). D'autre part, les microflores méridionales contemporaines de la disparition des Taxodiaceae et celles qui leur sont postérieures ne reflètent pas de refroidissement mais contiennent des taxons qui, aujourd'hui, vivent sous un climat à sécheresse estivale (taxons méditerranéens, *Microtropis fallax*, *Parrotia* cf. *jacquemontiana*). Enfin, les faunes de petits Mammifères et la sédimentologie plaident pour une aridification du climat (J. Barrière et J. Michaux, 1970 ; J. Barrière, 1971 ; B. Sigé, 1974). On peut donc interpréter cette évolution climatique qui semble propre aux régions méditerranéennes d'Europe occidentale (J. Michaux, J. P. Suc et J. L. Vernet, 1979) comme l'installation progressive d'un rythme à caractère méditerranéen, c'est-à-dire avec une sécheresse estivale (J. P. Suc, 1976 a et b).

Auparavant, on doit imaginer pour nos régions, compte tenu de l'uniformité des flores polliniques en plaine littorale, un modèle climatique pouvant convenir à l'ensemble des taxons composant cette flore qui nous paraît aujourd'hui très hétérogène. Ce climat devait donc être humide avec, quant au rythme, l'existence d'un déficit hydrique pendant la saison chaude ; ce type climatique pouvait être assez proche de celui qui caractérise de nos jours le rivage sud de la mer Caspienne. Il suffirait donc d'un abaissement général du volume des précipitations pour déterminer l'apparition de la sécheresse estivale. La courbe isotopique publiée par N. J. Shackleton et N. D. Oppyke (1977) montre un net refroidissement dans l'hémisphère nord à — 3,2 MA. Cet événement pourrait être à l'origine de la sécheresse estivale des régions méditerranéennes d'Europe occidentale. Ainsi, l'importante modification floristique reconnue par l'analyse pollinique dans le Sud de la France, se caractérisant essentiellement par la disparition des Taxodiaceae dont il nous est impossible, en l'absence de dépôts plus élevés dans le Pliocène, d'affirmer si elle est définitive, nous permet de commencer à entrevoir quelles conséquences ont pu avoir sur le climat de la zone méditerranéenne les refroidissements perçus en Europe du Nord.

Pour la période comprise entre — 3 MA et — 1,8 MA (début du Pléistocène), les seules données polliniques dont nous disposons sont celles fournies par le site espagnol de Villaroya (province de Logroño), au sud-ouest des Pyrénées (H. Remy, 1958). Ce gisement, daté par les Mammifères, appartient à la zone MN 16 (Mammifères néogènes ; P. Mein, 1975) ; il est postérieur aux gisements de Sète-Lazaret et du Serrat-d'en-Vacquer (Perpignan). Il est intéressant de noter que la flore pollinique ne contient pas de Taxodiaceae. Sans entrer dans le détail, le diagramme pollinique montre la succession de trois phases : à la base, une phase dominée par les pollens d'arbres (*Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Tsuga*, *Carya*, ...) ; dans la partie moyenne, les pollens des plantes herbacées jouent un rôle important (*Artemisia* et Graminae) ; au-dessus, on observe un retour aux conditions initiales avec toutefois une importance moindre de *Picea* et un rôle accru de *Quercus* (avec une présence continue de *Liquidambar*). Pour H. Remy (1958), ces variations sont d'origine climatique et elles offrent un net caractère méditerranéen.

Source : MNHN, Paris

Il semblerait que l'on assiste à une compétition entre les formations lorestières et des formations ouvertes à *Artemisia*, représentées tout au long de la séquence. Ce diagramme s'apparente davantage à ceux du Pléistocène inférieur (Bernasso, Bòbila Ordis) qu'à ceux du Pliocène. Comme le montre la courbe paléoclimatique de N. J. Shackleton et N. D. Opdyke (1977), le site de Villaroya appartiendrait déjà au cycle d'oscillations rapides annonçant le Pléistocène.

2. Le Pléistocène inférieur.

Pour le début du Pléistocène inférieur, nous possédons les données fournies par trois coupes importantes, dans l'ordre chronologique :

— Camerota (Campanie du sud, Italie), altitude 180 m, à 2 km du rivage méditerranéen ; cette série lacustre est corrélable avec la base du Calabrien marin reconnu dans la coupe voisine de Lentiscosa (M. Baggioni, communication personnelle) ;

— Bernasso (Languedoc, France), altitude 500 m, à 50 km de la Méditerranée : l'âge est proche de — 1,6 MA (J. P. Ildefonse et *al.*, 1972 ; F. Sémah, 1979) ;

— Bòbila Ordis, à Banyoles (Catalogne, Espagne), altitude 190 m, à 30 km de la mer ; la partie supérieure de la coupe ne peut pas être plus ancienne que les premiers niveaux à *Allophaiomys pliocaenicus* (J. Michaux, communication personnelle) datés de — 1,5 à — 1,6 MA aux Pays-Bas (A. J. van der Meulen et W. H. Zagwijn, 1974).

Les spectres polliniques obtenus de ces sites différents nous renseignent sur la composition de la végétation :

— près du rivage ou en plaine (lorsqu'elle existe), les groupements méditerranéens, mieux ressentis en Italie du Sud (association à *Olea-Ceratonia-Pistacia*) ;

— dans l'arrière-pays et pouvant atteindre des altitudes moyennes, une forêt caducifoliée hygrophyle à *Carpinus*, *Carya*, *Pterocarya*, *Parrotia* cf. *persica*, *Ulmus-Zelkova* ... ;

— régionalement devaient exister des formations sèches et ouvertes à *Pinus*, *Artemisia*, *Ephedra*, Cichoriae, Chenopodiaceae ... ;

— en altitude, la forêt de conifères (*Abies*, *Picea*, *Tsuga*).

Les variations observées dans les diagrammes de Bernasso (J. P. Suc, 1978) et de la Bòbila Ordis (R. Julià Bruguès et J. P. Suc, à paraître) illustrent une compétition entre les formations ouvertes et les autres composantes de la végétation, en particulier la forêt caducifoliée et les formations altitudinales à conifères. Ces changements dans la végétation sont certainement dus à des variations climatiques rapides et correspondent globalement à des variations thermiques comme le montrent les courbes isotopiques (N. J. Shackleton et N. J. Opdyke, 1976). Cependant, pour les régions considérées, il n'est peut-être pas nécessaire de faire intervenir de trop fortes baisses de température, les variations d'autres facteurs tels que le volume annuel des précipitations et leur répartition saisonnière pouvant jouer un rôle primordial. En région méditerranéenne, les périodes froides se traduiraient certes par un abaissement des températures mais surtout par une diminution des précipitations déterminant une sécheresse estivale accusée et provoquant de nets contrastes saisonniers, tandis que les périodes de réchauffement se traduiraient par une élévation thermique entraînant l'augmentation des précipitations atténuant alors les effets limitatifs de la sécheresse estivale. Ce type de variations, auxquelles on peut apparenter celles des diagrammes de Villaroya (H. Remy, 1958) et de Senèze (H. Elhai, 1969), ressemble beaucoup à celles enregistrées dans le diagramme de Philippi (Pléistocène supérieur de Macédoine ; T. A. Wijmstra in T. van der Hammen et *al.*, 1971). Ces microflores méridionales semblent évoluer de façon comparable pendant les périodes de refroidissement par le développement d'une végétation ouverte à *Pinus*, *Artemisia*, Chenopodiaceae ..., à la différence des microflores d'Europe du nord (végétation de type-toundra ; W. H. Zagwijn, 1960) et de la plaine du Pô (extension de la forêt de conifères ; F. Lona, 1950). Ce type d'évolution semble bien caractériser les régions méditerranéennes d'Europe occidentale.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, l'analyse pollinique fournit un certain nombre de renseignements fondamentaux pour la connaissance de l'histoire climatique des régions méditerranéennes d'Europe occidentale au Pliocène et au Pléistocène inférieur ainsi que pour la compréhension des processus des variations climatiques dans ces régions.

Au début du Pliocène est révélée l'existence d'une province paléogéographique originale sur le plan floristique et climatiquement stable.

La disparition des Taxodiaceae, bien datée de la base du Plaisancien, constitue un bon repère paléoclimatique corrélable avec un refroidissement dans l'hémisphère nord se traduisant sur les rives de la Méditerranée occidentale par l'installation progressive d'une sécheresse estivale.

Postérieurement, qu'il s'agisse de la fin du Pliocène ou du début du Pléistocène, on assiste à des variations climatiques rapides et d'assez forte amplitude, ce qui correspond bien aux données fournies par les courbes isotopiques. On observe ainsi la succession de phases de réchauffement caractérisées par une augmentation pluviométrique, sans sécheresse estivale bien marquée, et de phases de refroidissement à saisons bien contrastées où la diminution du volume des précipitations provoquerait l'existence d'une sécheresse estivale.

En Méditerranée occidentale, le mécanisme des oscillations climatiques s'avère complexe et le facteur qui doit être retenu comme principal responsable des changements observés dans la flore et dans l'organisation de la végétation n'apparaît pas être d'ordre thermique, sans nier totalement l'importance des variations de température, mais plutôt d'ordre pluviométrique (volume annuel et répartition saisonnière des précipitations).

BIBLIOGRAPHIE

Barrière, J. (1971). — « Interprétation paléogéographique de la stratigraphie des dépôts du Plio-Pléistocène inférieur languedocien », *Bull. Assoc. Fr. Et. Quaternaire*, Paris, 8, 28 : 142-144.

Barrière, J. et Michaux, J. (1970). — « La formation détritique villafranchienne de la Mosson (Montpellier) et son paléosol », *Bull. Assoc. Fr. Et. Quaternaire*, Paris, 7, 23-24 : 93-103, 2 fig., 3 tabl.

Brunnacker, K. et Boenigk, W. (1976). — « Über den Stand der paläomagnetischen untersuchungen im Pliozän und Pleistozän der Bundesrepublik Deutschland », *Eiszeitalter u Gegenwart*, Ohringen, 27 : 1-17, 5 fig.

Elhai, H. (1969). — « La flore sporo-pollinique du gisement villafranchien de Senèze (Massif Central) », *Pollen et Spores*, Paris, 11, 1 : 127-140, 1 dpl. h.t.

Hammen, H. van der, Wijmstra, T. A. et Zagwijn, W. H. (1971). — « The floral record of the late Cenozoic of Europe », in « The late Cenozoic glacial ages », Yale University Press, New Haven et Londres : 391-424, 12 fig., 1 tabl.

Ildefonse, J. P., Bellon, H., Pantaloni, A. et Philippet, J.-C. (1972). — « Mise en évidence de la transition paléomagnétique Gauss — Matuyama dans les formations volcaniques de l'Escandorgue, Hérault, France », *Earth Plan. Sci. Lett.*, Amsterdam, 14 : 249-254, 2 fig., 1 tabl.

Julià, Bruguès, R. et Suc, J. P. (à paraître). — « Les dépôts lacustres du Pléistocène inférieur de Banyoles (site de la Bòbila Ordis — Espagne) : un élément nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d'Europe occidentale », 4 fig., 2 diagr., 1 pl.

Lona, F. (1950). — « Contributi alla storia delle vegetazione e del clima nella Val Padona. Analisi pollinica del giacimento villafranchiano di Leffe (Bergamo) », *Atti Soc. it. Sci. nat.*, Milan, 89 : 120-178, 5 fig., 4 tabl., 4 pl.

Mein, P. (1975). — « Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères », Report on activity of the R.C.M.N.S. working groups, Bratislava, 1 : 78-81, 1 tabl., 1 tabl. h.t.

Meulen, A. J. van der et Zagwijn, W. H. (1974). — « *Microtus* (*Allophaiomys*) *pliocaenicus* from the Lower Pleistocene near Brielle, The Netherlands », *Scripta Geol.*, Leiden, 21 : 1-12, 4 fig., 1 tabl.

Michaux, J., Suc, J. P. et Vernet, J. L. (1979). — « Climatic inference from the history of the Taxodiaceae during the Pliocene and the Early Pleistocene in Western Europe », *Rev. Palaeobot. Palynol.*, Amsterdam, 27 : 185-191, 2 tabl.

Source : MNHN, Paris

PONS, A. (1964). — « Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocènes de la région rhodanienne », *Ann. Soc. Nat. Bot.*, Paris, 12e sér., 5 : 499-722, 23 fig., 7 tabl., 3 pl. b.t., 11 dpl.b.t.

REMY, H. (1958). — « Zur flora und fauna der villafranca-schichten von Villaroya, prov. Logroño, Spanien », *Eiszeitalter u Gegenwart*, Ohringen, 9 : 83-103, 4 fig., 3 tabl.

SÉMAH, F. (1979). — « Étude chronostratigraphique de dépôts quaternaires du Massif Central et du Midi méditerranéen. Contribution du paléomagnétisme », Th. Doct. Sp., Univ. Provence, Marseille, 138 p., 47 fig., 1 fig. h.t., 6 photos, 54 tabl. h.t.

SHACKLETON, N. J. et ODDYKE, N. D. (1976). — « Oxygen-isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific core V28-239 late Pliocene to latest Pleistocene », *Geol. Soc. Am. Mem.*, 145 : 449-464.

SHACKLETON, N. J. et ODDYKE, N. D. (1977). — « Oxygen isotope and palaeomagnetic evidence for early Northern Hemisphere glaciation », *Nature*, Londres, 270 : 216-219, 2 fig., 2 tabl.

SIGÉ, B. (1974). — « Présence d'un *Megaderma* (Mammalia, Chiroptera) dans le Pléistocène inférieur à Sète (Hérault) », *Géol. médit.*, Marseille, 1, 3 : 97-104, 4 fig.

SUC, J. P. (1976*a*). — « Quelques taxons-guides dans l'étude paléoclimatique du Pliocène et du Pléistocène inférieur du Languedoc (France) », *Rev. Micropaléontol.*, Paris, 18, 4 : 246-255, 1 fig., 2 tabl., 2 pl.

SUC, J. P. (1976*b*). — « Apports de la Palynologie à la connaissance du Pliocène du Roussillon (Sud de la France) », *Géobios*, Lyon, 9, 6 : 741-771, 9 fig., 5 tabl., 6 diagr., 1 pl.

SUC, J. P. (1978). — « Analyse pollinique de dépôts plio-pléistocènes du Sud du Massif basaltique de l'Escandorgue (série de Bernasso — Lunas, Hérault — France) », *Pollen et Spores*, Paris, 20, 4 : 497-512, 1 fig., 1 tabl., 1 diagr. b.t., 2 pl.

SUC, J. P. (1979). — « Étude palynologique du Pliocène du Languedoc, du Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne) : corrélations biostratigraphiques », Rep. R.C.M.N.S. working groups, VIIth Congr., Athènes, 1 fig., 1 tabl.

ZAGWIJN, W. H. (1960). — « Aspects of the Pliocene and early Pleistocene vegetation in the Netherlands », *Med. Geol. Sticht*, Maastricht, sér. C, 3, 5, 78 p., 15 fig., 3 pl. h.t., 16 dpl. h.t.

ZAGWIJN, W. H. (1974). — « The Plio-Pleistocene boundary in western and southern Europe », *Boreas*, Oslo, 3 : 75-97, 10 fig.

Source : MNHN, Paris

APPROCHE CLIMATOLOGIQUE DU NÉOGÈNE SUPÉRIEUR (TORTONIEN A PLÉISTOCÈNE MOYEN ANCIEN) D'APRÈS LES FAUNES ET LES FLORES D'EUROPE OCCIDENTALE

PAR

H. MÉON, R. BALLESIO, C. GUÉRIN et P. MEIN *

Résumé. — L'étude des faunes (essentiellement des mammifères) et des flores associées ou corrélées avec ces faunes permet d'avoir une idée de l'évolution climatique dans le Néogène supérieur et le début du Quaternaire (Tortonien à Pléistocène moyen supérieur). Les zones, établies d'après l'évolution et la répartition des mammifères servent de cadre stratigraphique. Au sein de ces zones la répartition de la faune dans différents biotopes et l'appartenance des ensembles floristiques mis en évidence montrent que le climat tropical à subtropical au Tortonien est devenu tempéré chaud à frais au Pleistocène.

Summary. — The study of faunas (especially mammals) and of floras related with these faunas gives an idea about the climatic evolution during the Upper Neogene and Lower Quaternary (Tortonian to Lower Middle Pleistocene). The mammal zonation has been followed as stratigraphic scheme. By the distribution of the fauna and the characteristics of the vegetation associations we can see the climate tropical to subtropical during the Tortonian becoming hot temperate to cool in the last period.

INTRODUCTION

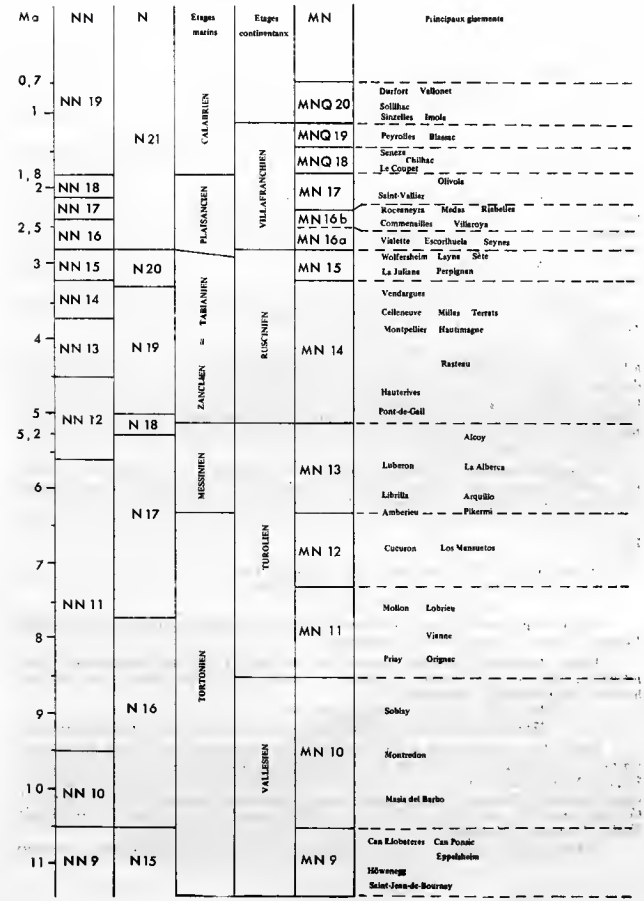
Les corrélations entre les faunes et les flores du Tortonien au Villafranchien sont désormais bien établies (voir tableau et MÉON *et alii*, 1979). Les faunes de mammilères ont permis l'établissement de zones elles-mêmes corrélées avec la zonation fondée sur les lormes marines. Cet article rassemble en tableaux successifs par zone de mammilères (MNx, MEIN 1975 ; MNQx, GUÉRIN, thèse sous presse) les taxons principaux et faits écologiques caractéristiques. Nous avons tenté de déduire les traits climatiques qui ressortent de ces associations.

Cette étude, bien qu'intéressant l'Europe occidentale, fait surtout appel aux launes et aux flores trouvées en France dans le Massif Central et le Sud-Est car ce sont les gisements les mieux connus jusqu'à présent pour les corrélations stratigraphiques et écologiques et pour les datations absolues. Étant donné la masse de documents accumulés pour ces régions, nous n'avons pas pu citer tous les gisements connus mais nous avons essayé de choisir les plus caractéristiques. De plus, lorsque le besoin s'en est fait sentir nous avons cité des gisements hors de l'Europe occidentale lorsqu'ils sont importants du point de vue des corrélations ou du point de vue climatique.

* Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie de l'Université Claude-Bernard associé au CNRS L.A. 11) 29, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1 — Répartition et corrélation des zones avec quelques gisements principaux.



Source : MNHN, Paris

Zone 9

Équivalences : zone de Sabadell *pro parte* (THALER, 1964).
Tortonien inférieur —
sommet de la zone N15 — sommet de la zone NN9.

Datations : Höwenegg : entre 12,4 ± 1 et 10,8 ± 0,4 Ma (LIPPOLT, 1978).

Principaux gisements : Saint-Jean-de-Bournay (Isère, France), Ambérieu-en-Bugey (Ain, France) ; Can Llobateres, Can Ponsic, Nombrevilla, Pedregueras (Espagne) ; Eppelsheim, Höweneg, Hammerschmiede (R.F.A.).

Faune : Mammifères d'habitat forestier : *Dryopithecus, Rudapithecus, Chalicotherium goldfussi* (plutôt forêt marécageuse), *Gomphotherium angustidens, Tetralophodon longirostris, Dicerorhinus schleiermacheri, D. sansaniensis, Amphiprox, Hyotherium palaeochoerus, Microstonyx antiquus, Progonomys.*

Mammifères de prairie : *Hipparion primigenium, Miotragocerus, Eurolagus, Hispanomys. Microtocricetus.*

Mammifères d'habitat plus ou moins marécageux : *Chalicotherium goldfussi, Aceratherium tetradactylum, A. incisivum, Tapirus priscus, Brachypotherium goldfussi, Parachleuastochoerus, Rotundomys.*

Flores : Des analyses sporopolliniques dans un sondage à Ambérieu-en-Bugey (France) indiquent à la base du sondage (Vallesien) un paysage forestier avec 30 à 50 % d'*Abietaceae*, des *Taxodiaceae, des Betulaceae*, des *Juglandaceae, Liquidambar*... Des analyses faites dans des niveaux équivalents du gisement de Saint-Jean-de-Bournay mettent également en évidence un paysage forestier avec 15 % d'*Abietaceae*, beaucoup de *Betulaceae*, quelques *Juglandaceae* et *Taxodiaceae*. À Eppelsheim, une macroflore décrite par WENZ (1921) comprend *Quercus, Fagus, Laurophyllum, Aralites, Bumalia, Cinnomomum, Taxodium, Sequoia*, Palmiers...

Climat : Les mammifères de biotope de prairie semblent plus rares que ceux de biotope forestier ; il y a aussi un certain nombre de formes plus ou moins inféodées à des biotopes marécageux. Cette idée d'environnement humide et modérément chaud est confirmée par la végétation.

Zone 10

Équivalences : zone de Sabadell *pro parte* (THALER, 1964).
Tortonien inférieur — Serravalien terminal.
partie inférieure N16 ; NN10.

Principaux gisements : Montredon, Soblay (France) ; Masia del Barbo, Villadecaballes (Espagne) ; Kastellios (Crète) ; Ravin de la Pluie (Macédoine).

Faune : Mammifères forestiers : *Aceratherium simorrense* ; *Dicerorhinus schleiermacheri* ; *Pliopetaurista* ; *Schizochoerus* ; *Conohyus* ; *Anchitherium* ; *Pliohyrax rossignoli* (habite plutôt les forêts humides) ; *Birgerbohlinia* ; *Samotherium*.

Mammifères de prairie : *Hipparion depereti.*

Mammifères de biotope marécageux : *Aceratherium incisivum, Rotundomys bressanus.*

Flores : Dans le bassin de la Sen de Urgell (gisement à mammifères de El Firal, Espagne) une macroflore a été étudiée par A. Sanz de Siria Catalàn (1977). Elle comprend 77 % de Dicotylédones, 18 % de Monocotylédones, 1 % de Gymnospermes et 4 % de Cryptogames. Les arbres sont nombreux parmi lesquels des *Betulaceae, Fagaceae, Myricaceae, Juglandaceae, Salicaceae, Ulmaceae, Lauraceae, Caesalpiniaceae, Ebenaceae*... Parmi les herbacées il y a des plantes nettement hygrophiles (*Andromeda, Typha, Phragmites, Potamogeton*).

A Azambujera (Portugal), C. TEIXERA et J. PAIS (1976) signalent une flore à affinités asiatiques

Source : MNHN, Paris

et caractéristique d'un climat humide : *Populus targana*, *Trapa* aff. *natans*, *Phyllites azambugensis*, *Cinnamomum* aff. *polymorphum*, *Phragmites* sp...

Climat : La faune dominante est forestière, certaines espèces indiquent une nuance humide. Le climat révélé par les flores d'Espagne et du Portugal semble de type tropical aux environs d'un secteur lagunaire. En France, les gisements de lignites (Montredon, Soblay) indiquent des marécages donc des biotopes humides, vraisemblablement en relation avec la transgression tortonienne.

Zone 11

Équivalences : base du Turolien ;
sommet de la zone N16 + base de N17 ; zone NN11 ;
Tortonien moyen.

Principaux gisements : Priay, Mollon (Ain, France), Vienne (Isère, France), Lobrieu (Drôme, France) ; Orignac (Pyrénées, France) ; Dorn-Dürkheim (R.F.A.) ; Eichkogel (Autriche) ; Los Aguanaces, Vivero de la Bambla, Crevillente 1-3 (Espagne).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus schleiermacheri* ; *Tapirus pannonicus* ; *Chalicotherium goldfussi* ; *Parapodemus lugdunensis* ; *Valerymys vireti*.
Mammifères de prairie : *Epimeriones austriacus* ; *Procapreolus concudensis* ; *Cervavitulus* ; *Kowalskia fahlbuschi* ; *Protozapus* ; *Pterospalax*.
Mammifères de biotope marécageux : *Aceratherium incisivum* ; *Deinotherium giganteum* ; *Dorcatherium* ; *Castor* ; *Trogontherium* ; *Chalicomys*.

Flores : Des analyses sporopolliniques faites à Mollon, à Ambérieu-en-Bugey (sommet du sondage), Priay (Méon, 1970) et à Orignac (Sauvage, 1957) montrent une forêt dominante avec des *Abietaceae* (souvent très abondants), des *Taxodiaceae*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, Cupulifères. Dans la partie supérieure des niveaux de Mollon on a trouvé la même association de micromammifères et de mollusques qu'à Lobrieu ; dans la région de Lobrieu, à Cairanne, gisement équivalent par la faune, la microflore est très semblable à celle de Priay. A Orignac, les *Taxodiaceae* dominent toujours, à Mollon ils varient de 5 à 7 %.

La base de la zone 1 de Bresse (Jan du Chêne, 1974) datée par des foraminifères du Tortonien inférieur marin correspond à cette zone 11. L'ensemble de la zone 1 est caractérisé par de forts pourcentages d'*Abietaceae*.

Climat : La flore comme la faune indiquent un climat au moins tempéré-chaud avec une humidité assez forte.

Zone 12

Équivalences : partie inférieure de la zone de Teruel (Thaler, 1964) ;
partie moyenne de la zone N17 ; partie moyenne de NN11 ;
Tortonien supérieur ;
Turolien moyen.

Datations : J. A. van Couvering (1972) date les niveaux inférieurs de Samos (1-4) entre 7,3 ± 0,7 et 8,5 ± 0,8 Ma mais en 1974 (Berggren et van Couvering) il les place à 9,2 Ma. D'après les données récentes, il semble que l'âge probable est entre 7 et 6 Ma.

Principaux gisements : Cucuron-Ratavoux (Vaucluse, France), Cornuscles, Aubignas (Ardèche, France), Los Mansuetos, Crevillente 4-5 (Espagne).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus schleiermacheri* ; *Choerolophodon* ; *Turicius* ; *Ancylotherium* ; *Helladotherium*, *Bohlinia* ; *Pliocervus* ; *Baranogale* (?).
Mammifères de prairie : *Oioceros* ; *Palaeoryx* ; *Protoryx* ; *Helicophora*.

Source : MNHN, Paris

Mammifères de biotope humide ou aquatique : *Aceratherium incisivum* ; *Enhydriodon* ; *Microstonyx major* ; *Erymanthius*.

Flores : Les niveaux du sommet de la zone 1 de Bresse sont dominés par des *Abietaceae*, de même que la partie terminale des niveaux de Mollon.

Les argiles de Cornuscles ont livré une macroflore avec des *Pinaceae*, *Taxodiaceae* (*Sequoia*), *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae* et *Typhaceae* (Charre et Grangeon, 1967). L'analyse pollinique (Pons, 1968) montre une dominance des Pins (avec beaucoup de *Pinus* type *haploxylon*) et de l'Aulne accompagnés de *Tsuga*, *Nyssa*, *Liquidambar*, *Quercus* (avec beaucoup de *Quercus ilex*), *Carya*, *Pterocarya*, *Myricaceae*... Les analyses polliniques de Mirabel-Aubignas (Suc, 1975) ont donné des résultats assez similaires.

Climat : Il ne semble pas différer sensiblement de celui de la zone précédente. L'étude des macrorestes des Cornuscles conduit P. Charre et P. Grangeon à la conclusion qu'il est probable que le climat de la région du Mézenc, à la fin du Miocène, rappelait celui de la Californie actuelle où la saison sèche s'étend de mai à novembre, les *Sequoia* étant localisés dans des zones plus humides (à brouillard) au bord du lac.

Zone 13

Équivalences : partie supérieure de la zone de Teruel (Thaler, 1964) ;
Messinien — Infrapliocène (Ballesio, 1971) ;
sommet de la zone N17 ; sommet de la zone NN11 + base de la zone NN12.

Datation : Montenat, Thaler et van Couvering (1975) datent le gisement de Librilla (Espagne) à 6 Ma ; (voir zone 14).

Principaux gisements : Librilla, Crevillente 6, Arenas del Rey (La Mima), Salobrena, Alcoy, Arquillo, La Alberca, Venta del Moro (Espagne) ; Luberon (Vaucluse, France) ; Polgardi, Baltavar (Hongrie) ; Pikermi (Grèce).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus schleiermacheri* ; *Machairodus* ; *Anancus* ; *Deinotherium* ; *Sus* ; *Paracervulus*.

Mammifères de prairie ou savane : *Diceros pachygnathus* ; *Parabos* ; *Urmiabos* ; *Machairodus*.

Mammifères de biotope humide ou aquatique : *Hippopotamus primaevus*.

Flore : A Pikermi (Grèce) les travaux de J. Sauvage (Mercier et Sauvage, 1966 ; Guernet et Sauvage, 1970) ont mis en évidence une végétation de forêt avec *Abietaceae* et *Quercus* dominants et de steppe à Graminées et Composées. Les données de l'étude plus récente de M. Orgetta (1979) sont similaires, la flore indique un paysage ouvert avec des points d'eau épars (lignite) correspondant à un « climat chaud à tempéré avec des conditions semi-arides ».

Climat : A cette période le climat semble plus aride que précédemment, il est peut-être aussi moins chaud, surtout dans les régions non méditerranéennes. Selon L. Ginsburg (1969) « le Pikermien voit une recrudescence de la sécheresse après l'épisode semi-humide du Vallésien ».

Dans la vallée du Rhône, indépendamment des causes tectoniques, les énormes accumulations détritiques à conglomérats prédominants de l'fnfra-Pliocène, sous-jacentes aux assises marines pliocènes sont vraisemblablement dues aussi à l'influence d'un climat à tendance aride.

Zone 14

Équivalences : pour la partie inférieure de la zone 14 : sous-zone de Hauterives (Guérin et Mein, 1971) ; sous-zone d'Alcoy [1] (Thaler, Crusafont et Adrover, 1965) ; première sous-zone de la zone de Perpignan (Thaler, 1964) ;

1 Deux gisements sont connus à Alcoy, un gisement à gros mammifères trouvés dans les mines de lignites, il y a un siècle, qui serait d'âge ruscinien pour certains auteurs ; un autre gisement à micromammifères, ravin, d'âge turolien supérieur. Dans ce dernier gisement la faune est identique à celle de la Alberca, gisement à intercalations marines messiniennes (Mein, 1975).

Source : MNHN, Paris

pour la partie supérieure : sous-zone d'Hautimagne (Mein et Michaux, 1970) ; seconde sous-zone de Perpignan.
Estramontien et Ruscinien *pro parte*.
Tabianien, Plaisancien — Astien *pro parte* (Ballesio, 1972).
partie supérieure du Sustérien + Brunssumien + partie inférieure du Reuvérien.
Zone N18 + N19 + base N20 ; sommet zone NN12 à NN14.

Datations : Une datation récente du gisement de Pont-de-Gail (Gilbert et al., 1977) donne 6,9 Ma comme âge le plus récent possible, ce qui paraît en contradiction avec les données de la paléontologie.

R. Ballesio (1971-1972) avait proposé un tableau de corrélation en tentant de concilier les données radiométriques obtenues en domaine marin et continental. Les dates proposées doivent être corrigées à la lumière des observations récentes. De plus, en raison des divergences « insurmontables » existant entre les échelles chronologiques du domaine continental et du domaine marin nous avons accordé la priorité aux datations absolues fournies par l'échelle marine du « Deep Sea Drilling Project ». L'Infra-Pliocène se placerait entre 6,3 et 5,2 Ma, le Pliocène inférieur (Tabianien-Zanclieon) entre 5,2 et 2,8 Ma, le Pliocène supérieur (Plaisancien-Astien) entre 2,8 et 2 Ma.

Les gisements d'Hautimagne, de Vendargues et de Celleneuve sont inclus dans les dépôts continentaux qui surmontent les dépôts marins pliocènes du Sud de la vallée du Rhône. Le retrait de la mer, qui précède ainsi l'époque de formation de ces gisements fossilifères, est donc antérieur à 4 Ma, âge de ces gisements. En conséquence l'épisode marin pliocène dans la vallée du Rhône n'a duré que l'intervalle du Pliocène inférieur, voire une partie de ce Pliocène inférieur.

Le niveau fossilifère continental à faune de mammifères d'Hauterives est plus ancien que ceux d'Hautimagne, Celleneuve et Vendargues. Malgré cela, rappelons qu'il est, contrairement à certaines interprétations, situé au-dessus des assises marines pliocènes. Peu épaisses en cet endroit, celles-ci ne représentent qu'un très bref épisode littoral à tendance saumâtre laissant place ensuite à des faciès d'eau douce. En effet le site d'Hauterives est localisé dans la partie septentrionale du golfe rhodanien pliocène, loin de son ouverture sur la Méditerranée de l'époque et, qui plus est, dans le fond d'un diverticule latéral de ce golfe. Aussi le renouvellement des eaux marines étant difficile du fait de cette situation paléogéographique, les apports d'eau douce importants contrebalancèrent et annihilèrent rapidement l'effet de la poussée transgressive brutale du Pliocène inférieur. Un âge de 5 Ma pour le niveau continental à Mammifères d'Hauterives tel qu'il apparaît dans l'échelle chronologique fondée sur l'évolution des mammifères est donc plausible dans ce contexte paléogéographique et stratigraphique.

Principaux gisements : formation de Montpellier, Vendargues, Saint-Laurent-des-Arbres (Gard), Hauterives (Drôme), Hautimagne, Chabrier (Vaucluse), Terrats (Pyrénées-Orientales), Pont-de-Gail (Cantal) ; Ostramos 1 (Hongrie) ; Podlesia (Pologne) ; Maritsa (Rhodes).

Faune : Mammifères forestiers : *Anancus arvernensis*, forme primitive ; *Dicerorhinus megarhinus*, forme type ; *Propotamochoerus provincialis* ; « *Cervus* » *australis* ; *Pliohyrax occidentalis* ; *Agriotherium insigne* : *Semnopithecus monspessulanus* ; *Miopetaurista thaleri*.

Mammifères de prairie ou savane : *Parabos cordieri* ; *Gazella* ; *Hipparion crassum* ; *Ithagapodemus hautimagnensis* ; *Prosomys insuliferus* ; *Cricetus barrieri* ; *Castillomys graecilis* ; *Trilophomys canterranensis* ; *Kowalskia polonica*.

Mammifères à biotope humide ou aquatique : *Tapirus arvernensis minor* ; *Nycteretes* ; *Dipoides sigmodus* ; *Prosomys insuliferus*.

Flore : Les analyses polliniques effectuées dans le sondage de Bourg-les-Valence (Isère), à Hauterives (Drôme), dans le bassin du Coriançon (Vaucluse) (Méon, 1970 ; Ballesio *et al.*, 1978 ; Méon *et al.*, 1979) montrent des *Abietaceae*, des *Taxodiaceae*, des *Juglandaceae*, des *Betulaceae*, des formes tricolpées et tricolporées à affinités tertiaires. Les *Abietaceae* deviennent de plus en plus abondantes et sont dominantes vers le sommet, les *Taxodiaceae*, par contre, diminuent d'importance. A Hautimagne, la microflore trouvée comprend des *Abietaceae*, des *Taxodiaceae* rares, des espèces « tertiaires » (parmi lesquelles surtout *Liquidambar*, des tricolpés et des tricolporés), des *Betulaceae*, *Quercus* et des herbacées en assez grandes quantités. A Rasteau (près de Vaison-la-Romaine (Vaucluse) ont été trouvés des macrorestes

Source : MNHN, Paris

(Ballesio *et al.*, 1979). A Saint-Laurent-des-Arbres (Guérin *et al.*, 1971) l'analyse indique un paysage de forêt ouverte (50 à 70 % d'arbres) avec *Tilia*, *Quercus*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Taxodiaceae*, (moins de 1 %), *Abietaceae*.

A Celleneuve (Suc, 1972) la microflore comprend aussi de forts pourcentages d'arbres : *Abietaceae*, *Juglandaceae*, *Aquifoliaceae*, *Liquidambar*. J. P. Suc fait remarquer que, à partir des niveaux de Celleneuve, les *Taxodiaceae* disparaissent dans les gisements méridionaux.

A Pont-de-Gail, la flore de graines (Reid, 1923) comprend 64 % d'espèces exotiques.

Climat : A cette époque le climat est chaud à tempéré chaud avec une humidité plus ou moins accusée. La disparition des *Taxodiaceae* dans les gisements méridionaux est interprétée par J. P. Suc comme un assèchement du climat au sommet de la zone 14 avec une tendance à l'évolution vers le climat de type méditerranéen avec une saison sèche.

Dans la vallée du Rhône, l'ingression marine a déterminé un climat humide et chaud, propice à l'installation d'une végétation forestière abondante sur les bords du golfe marin, des lacs et des étangs. Cette végétation forestière, protégeant le sol de l'érosion, explique que les dépôts détritiques soient essentiellement argileux sur la plus grande partie de ce cycle pliocène.

Pour W. H. Zagwijn (1960), en Hollande le climat du Brunssumien est très doux, même subtropical avec des précipitations abondantes, le Reuvérien débute par un rafraîchissement court et ensuite, le climat n'est pas aussi doux et océanique qu'à la période précédente ; il est difficile de se prononcer pour le Sustérien qui était vraisemblablement moins chaud que le Brunssumien.

Zone 15

Équivalences : 2 dernières sous-zone de la zone de Perpignan (Hartenberger, Michaux et Thaler, 1967).
Ruscinien *pro parte*.
Plaisancien/Astien *pro parte*.
Reuvérien.
zone N20-NN15.

Principaux gisements : Perpignan (Briquetterie Cavaillé), Serrat-d'en-Vacquer (Pyrénées-orientales), Puimoisson (Alpes-de-Haute-Provence), Sète (Lazaret, Hérault) ; Wolfersheim (RFA) ; Arcille (Italie) ; La Juliana, Layna (Espagne).

Faune : Mammifères d'habitat forestier : *Dicerorhinus megarhinus*, *D. miguelcrusafonti* ; « *Cervus* » *pyrenaicus* ; *Ursus ruscinensis* ; *Zygolophodon borsoni* ; *Sus minor* ; *Pliopetaurista pliocaenica*.
Mammifères de prairie et de savane : *Parabos boodon* ; *Hipparion crassum* ; *Hipparion fissurae* ; *Euryboas* ; *Mimomys occitanus* ; *Ruscinomys europaeus* ; *Stephanomys donnezani* ; *Trilophomys pyrenaicus* ; *Blancomys neglectus*.
Mammifères de biotope humide : *Trogontherium minus*.

Flores : Au Lazaret de Sète, la microflore est composée essentiellement de *Cupressaceae*, d'autres arbres méditerranéens et d'herbacées. De nombreuses études sporopolliniques effectuées dans le Roussillon donne des résultats similaires.

Des restes de bambous ont été trouvés à Perpignan (Depéret, 1885).

A Wolfersheim (P. Bout, 1960) microflore et macroflore indiquent un paysage forestier.

La macroflore des argiles de Reuver comprend 50 % d'espèces d'Asie orientale et d'Amérique du Nord, la microflore comprend *Sequoia*, *Taxodium*, *Sciadopitys*, *Nyssa*, *Liquidambar*...

Climat : Le climat semble être le même que celui de la zone précédente avec accentuation de l'évolution vers un climat de type méditerranéen dans les régions méridionales de la France.

Pour W. H. Zagwijn, le climat du Reuvérien après un net rafraîchissement (zone 14) se réchauffe sans être toutefois aussi doux et océanique qu'à la période antérieure, puis il y a un rafraîchissement marqué au sommet.

Source : MNHN, Paris

Zone 16

Équivalences : zone de Seynes (CHALINE, 1975).
zone des Etouaires (HEINTZ, 1968).
Villafranchien inférieur (VIRET, 1954 ; BOURDIER, 1961 ; AZZAROLI, 1970).
Villanyen.
Prétiglien hollandais *pro parte*
zone N21 — NN16.

Datations : A Vialette plusieurs dates ont été avancées de 3,8 à 3,3 Ma et plus récemment (Bandet *et al.*, 1978) de 3,3 à 2,6 Ma. Les Etouaires : 3,3 à 3,1 Ma, Roccaneyra 2,5 Ma (BOUT, 1975).

Principaux gisements : La zone MN16 est divisée en deux parties : MN16a et MN16b (MEIN, 1979).

Les gisements se répartissent comme suit :
MN16a : Vialette (Massif Central français), Balaruc, Seynes (Roussillon, France) ; Triversa (= Villafranca d'Asti, Italie) ; Escorihuela (Espagne) ; Khapry (URSS).
MN16b : Medas, Villaroya (Espagne) ; Perrier-Etouaires et Roccaneyra (Massif Central, France), Commenailles (Bresse, France) ; Montopoli (Italie) ; Riebelice (Pologne).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus jeanvireti* ; *D. etruscus* ; *Cervus cusanus* ; « *Cervus* » *pardinensis* ; « *Cervus* » *perrieri* ; *Arvernoceros ardei* ; *Croizetoceros ramosus ramosus*; *Tapirus* ; *Zygolophodon*.
Mammifères de prairie : *Hipparion crusafonti* ; *Pliotragus ardeus* ; *Mammuthus gromovae* ; *Leptobos* ; *Oryctolagus* ; *Lepus* ; nombreuses espèces de *Mimomys*.
Mammifères de biotopes humide : *Tapirus* (forêt plus ou moins marécageuse.)

Flore : A Vialette (MÉON, 1972), en Bresse (CAMPY *et al.*, 1973 ; JAN DU CHÊNE, 1974) les analyses sporopolliniques mettent en évidence une végétation arborescente avec des pins, des *Cupressaceae*, des *Taxodiaceae* (en faible pourcentage), des *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*...

Aux Etouaires une macroflore comprend *Populus canescens*, *Betula alba*, *Alnus orbicularis*, *A. stenophylla*, *Fagus pliocenica*, *Quercus ilex*, *Ulmus brauni*, *Zelkova crenota*, *Punica*, *Smilax*. Parmi les herbacées et arbustes, on trouve : *Bambusa*, *Grevia*, *Hedera*, *Buxus*...

La flore de Ceyssac semble appartenir à cette zone. La macroflore contient des *Abietaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Salicaceae*. *Zizyphus*, *Vaccinum*, *Potamogeton*. L'analyse pollinique montre 20 % au maximum d'espèces thermophiles dans certains niveaux, à la base comme au sommet les conifères sont dominants, il semble que les fluctuations de cette flore peuvent être parallélisées avec celles des flores de Pranlary-le-Riou et Vals-le-Crozas. Les études de diatomées effectuées dans ces mêmes gisements autorisent les mêmes conclusions. Les argiles du Bannat ont fourni une association forestière pauvre où les conifères dominent d'abord puis qui s'enrichit vers le sommet : chêne-vert, chêne pubescent et châtaigniers.

F. LONA *et alii* (1974) considèrent que la limite tibérienne, proposée comme repère de la limite plio-pleistocène et caractérisée par la disparition brutale des *Taxodiaceae*, peut être mise en évidence dans la formation de Villafranca d'Asti. D'après des études plus récentes (BECKER-PLATTEN *et al.*, 1977 et surtout BERTOLANI *et al.*, 1979) seul *Sciadopitys* disparaît à cette limite « probably because of the drying up of the climat whereas the *Sequoia Taxodium* type has oscillations apparently linked to the evolution of the coastal-line ».

A Villaroya les résultats publiés par H. RÉMY (1958) puis repris par M. CRUSAFONT (1965) correspondent à des niveaux situés au moins 15 m en dessous des niveaux à mammifères. Les prélèvements sont interprétés comme une alternance de Pinetum et de Quercetum avec suivant les niveaux *Tsuga*, *Pinus* type *haploxylon*, *Pterocarya*, *Carya*, *Quercus* type *ilex*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Liquidambar*... ; parmi les herbacées, *Artemisia* domine à la base, les graminées et *Artemisia* au sommet.

Climat : La faune de mammifères comprend beaucoup d'espèces forestières (à Perrier le cerf domine l'antilope), l'abondance de la forêt est confirmée par les études de flores : les arbres dominent avec quelques espèces méditerranéennes ou exotiques. La flore à affinités chaudes pliocènes est en net

Source : MNHN, Paris

recul ; comme nous l'avons signalé dans l'étude du gisement de Vialette, il y a eu un épisode de dégradation du climat qui a précédé ces dépôts.

La flore de Villaroya située au-dessous des niveaux à restes de mammifères pourrait correspondre approximativement à cette flore de Vialette en tenant compte de la différence de latitude. Le climat à Villaroya évolue de tempéré-humide à chaud humide et chaud et sec au sommet.

La flore de Perrier est considérée comme une réunion d'espèces de climat tempéré et humide, qui peuvent vivre en altitude, pour certaines, et d'espèces xérophytes méditerranéennes : chêne-vert, grenadier, buis... Le diagramme pollinique des argiles de Ceyssac comme des sites équivalents « révèle des fluctuations climatiques faisant alterner des phases tempérées et d'autres très refroidies. La flore foliaire recueillie en position basse dans les mêmes argiles révèle comme la flore de Perrier des affinités fraîches, voire montagnardes que le jujubier, l'érable de Crète et de Montpellier tempèrent d'un reflet méditerranéen » (Bout, 1975).

En Hollande le Prétiglien (Zagwijn, 1960) est caractérisé par un climat subarctique. La limite tibérienne d'Italie correspondrait à la limite Reuvérien-Prétiglien.

Zone 17

Équivalences : climatozone de Schernfeld (Chaline, 1973).
zone de Saint-Vallier (Heintz, 1968).
Villafranchien moyen (Azzaroli, 1970).
Prétiglien.
sommet zone N21-NN18.

Principaux gisements : La Roche-Lambert, Saint-Vidal (Massif Central français), Saint-Vallier (Drôme), Chagny « classique » (Saône et Loire) ; Olivola (Val di Magra, Italie) ; La Puebla de Valverde (Terruel ; Espagne) ; Red Cray du Suffolk (Azzaroli, 1970).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus etruscus etruscus* ; *Croizetoceros ramosus medius* ; *Eucladoceros seaezensis vireti* ; « *Cervus* » *philisi valliensis* ; *Anancus arvernensis* (forêt claire) ; *Sciurus*.
Mammifères de prairie : *Equus stenonis vireti* ; *E. bressanus* ; *Gazella borbonica* ; *Mammuthus meridionalis* (habite la prairie ou la forêt claire) ; *Leptobos stenometopon* ; *L. etruscus* ; *Gallogoral* (montagne).

Flore : Des analyses polliniques (Bout, 1960) ont été effectuées dans le Massif Central français notamment à Saint-Vidal et La Roche-Lambert. La forêt est abondante, les feuillus dominants : *Fagaceae*, *Sciadopitys*, *Juglandaceae*, *Tsuga*, *Abietaceae*, *Betulaceae* et *Ulmaceae*, il y a beaucoup d'arbres thermophiles à Saint-Vallier (Drôme), les arbres sont aussi dominants (70 à 77 %) avec pin, cèdre, épicea, sapin, genévrier, chêne (dont chêne méditerranéen), frêne, charme, *Pterocarya*.

La partie inférieure du sondage de Senèze [1] : Sénézien V, IV, III (Ehrlich 1968 ; Elhai 1969), pourrait correspondre à cette zone. Dans le Sénézien V il est mis en évidence « une formation boisée de chênes et de pins dominants avec au sommet des pourcentages notables d'*Epicea*, *Tsuga* et *Cedrus* » ; H. Elhai interprète ces résultats comme l'indice d'une végétation thermophile peu diversifiée parce que succédant à une phase froide, l'étude des diatomées conduit aux mêmes observations. Dans le Sénézien IV, les feuillus européens ne dépassent pas 20 %, les thermophiles exotiques sont irrégulièrement présents, le Bouleau a ses plus forts pourcentages, les Graminées et l'Armoise ont des pourcentages importants. Le Sénézien III est la phase la plus riche en thermophiles, le Chêne dépasse 40 % des arbres, l'Orme, le Charme, *Eucommia*, *Fagus*, *Carya*, *Tsuga*, les *Taxodiaceae* sont bien représentés. Au sommet les Conifères sont nombreux sauf le Pin.

Cette dernière phase (au moins dans sa partie inféricure) pourrait correspondre aux niveaux de Saint-Vallier, alors que le Sénézien V serait l'équivalent approximatif des flores de Saint-Vidal et la Roche Lambert.

Climat : Le climat semble tempéré doux ou même subtropical avec quelques nuances de climat montagnard dans le Massif Central (Sapin, Epicea, Antilopes).

1. Le sondage de 175 m effectué à Senèze débute plus de 10 m sous les niveaux à mammifères.

Source : MNHN, Paris

Zone 18

Équivalences : zone de Senèze (Heintz, 1968).
climatozone de Brielle (Chaline, 1973).
Villafranchien supérieur *pro parte*.
Calabrien inférieur.
peut-être fin du Prétiglien hollandais et début du Tiglien ; zone N21-base NN19.

Datations : Le Coupet 1,92 Ma (Bout, 1975) ; Senèze 1,4 Ma (Heintz, 1968).

Principaux gisements : Le Coupet, Chilhac, Senèze (Massif Central français) ; Valdarno supérieur (Italie) ; Schernfeld (Allemagne).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus etruscus* ; *Croizetoceros ramosus minor* ; « *Cervus* » *philisi philisi* ; *Eucladoceros senezensis senezensis* ; *Sus strozii* ; *Libralces gallicus* ; *Paradolichopithecus*.
Mammifères de prairie : *Equus stenonis senezensis* ; *Gallogoral meneghinii* ; *Megalovis latifrons* ; *Acinonyx* ; *Pliotragus* ; *Procamptoceras* ; *Allophaiomys*.
Mammifères de biotope humide : *Tapirus arvernensis*.

Flore : La partie supérieure du sondage de Senèze se situe en dessous du niveau à mammifères de Senèze mais les deux dernières ou au moins la dernière des subdivisions de H. Elhai, Sénézien II et I sont vraisemblablement équivalentes des niveaux du Coupet et de Chilhac.

Les analyses sporopolliniques effectuées à Chilhac (Guth *et al.*, 1979) sont difficiles à interpréter en raison de la proximité des éruptions volcaniques. Les pourcentages d'arbres varient de 10 % à 60 % avec une dominance de *Pinus*.

Climat : La répartition des mammifères dans les différents biotopes fait penser à une végétation de forêt entrecoupée d'étendues herbeuses qui correspondrait à un climat assez frais et humide. E. Elhai interprète le climat du Sénézien II comme froid et celui de Sénézien I comme tempéré à froid, souvent humide. La sédimentologie du gisement de Chilhac correspond également à un climat assez froid et la faune du Coupet semble provenir de dépôts périglaciaires.

Zone 19

Équivalences : zone de Peyrolles (Heintz, 1968).
climatozone du Mas Rambault (Chaline, 1975).
Villafranchien supérieur.
Calabrien.
Tiglien[1].
Zone N21 — zone NN19.

Principaux gisements : Blassac-la-Girondie, Peyrolles (Massif Central français) ; Tegelen (Hollande).

Faune : Mammifères forestiers : *Cervus perolensis* ; *Eucladoceros tetraceros* ; *Dicerorhinus etruscus etruscus*.
Mammifères de prairie : *Mammuthus meridionalis* ; *Equus stenonis* ; *Equus bressanus* ; *Leptobos*.

Flore : La macroflore de Tegelen ne compte plus que 15 % d'espèces d'Asie orientale et d'Amérique du Nord, la microflore plus que *Tsuga*, *Pterocarya*, *Carya*, *Eucommia*...

Climat : D'après P. Bout (1975) la faune de Peyrolles a été retirée de dépôts périglaciaires. Les études de microflores et de macroflores de Tegelen conduisent W. H. Zagwijn à conclure à un climat tempéré chaud durant la plus grande partie de cette période, plus froid à la base et au sommet. Pour J. Gaudant (1979), d'après l'ichtyofaune de Tegelen, on peut « déduire que le climat qui régnait à

1. La faune de Tegelen (Zagwijn, 1974) appartient à la zone supérieure du Tiglien pour une partie, l'autre partie a été trouvée dans des niveaux éburoniens inférieurs.

Source : MNHN, Paris

Tegelen pendant le remplissage du chenal » (TG5 et TG6) »... ne devait pas être plus rigoureux que celui qui affecte actuellement le Sud de la Suède.

Zone 20

Équivalences : Gunz au sens large.
Eburonien + Waalien + Ménapien.
Climatozones des Vallerots et du Vallonet (CHALINE, 1973).
zone N21-NN19.

Datations : 1,3 Ma à Sinzelles ; 0,7 Ma à Solilhac (BOUT, 1975) ; entre 0,95 et 0,89 Ma au Vallonet (RENAULT-MISKOVSKY et GIRARD *in* DE LUMLEY, 1976). Le passage du Waalien au Ménapien se situerait vers 0,9 Ma.

Principaux gisements : Durfort (Gard) ; Sinzelles, Solilhac (Massif Central français) ; Saint-Prest (Eure-et-Loire) ; Vallonet (Alpes Maritimes) ; Valdarno terminal (Italie) ; Mosbach (Rhénanie).

Faune : Mammifères forestiers : *Dicerorhinus mercki* ; *Cervus elaphoides* ; *Equus stenonis* ; *Eucladoceros* groupe *teguliensis-euctenoides* ; *Sus scrofa* ; *Capreolus* ; *Alces carnutorum* (forêt humide) ; *Alces latifrons* (id.) ; *Praemegaceros verticornis* ; *Megaceros solilhacus* ; *Gulo schlosseri* (?) ; *Glis glis*.

Mammifères de prairie : *Soergelia elizabethae* ; *Equus stenonis* ; *E. suessenbornensis* ; *Ochotona* ; *Mammuthus meridionalis* ; *Bison priscus* ; *Bos primigenius* ; *Praeovibos* ; *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (savane à forêt claire).

Mammifères indiquant la présence d'eau : *Hippopotamus major* ; *H. amphibius*.
Mammifères de climat froid : *Citellus* ; *Ochotona* ; *Lepus timidus* ; *Gulo schlosseri*.

Flore : A Durfort (BONIFAY *et al.*, 1972) la macroflore découverte comprend des *Ulmaceae, Hamamelidaceae, Quercus, Fagus...*, des espèces que l'on trouve dans les « forêts des côtes caspiennes de l'Elbrouz où un climat tempéré humide a donné naissance à une formule de végétation semblable à celle qui est développée dans les zones chaudes et humides du globe et dont la nature caducifoliée est en rapport avec l'existence d'une saison froide ». L'analyse pollinique est en accord avec les études de macroflore, elle montre des espèces nettement méditerranéennes.

De nombreuses analyses polliniques de cette période ont été effectuées en Hollande (ZAGWIJN, 1974) : Waardenburg, Dorst-Bavel... L'Eburonien montre de faibles pourcentages d'arbres thermophiles qui augmentent nettement durant le Waalien pour diminuer durant le Ménapien. Les herbacées suivent une courbe inverse mais restent souvent abondantes dans le Waalien.

Climat : La faune semble assez bien partagée entre les espèces de biotopes forestier ou de prairie mais il y a pour la première fois dans ces niveaux des espèces indiquant vraiment le froid. La faune de Solilhac est issue de dépôts périglaciaires, de plus beaucoup d'éléments de cette faune, notamment les cervidés, présentent des déformations que l'on pense dues aux conditions climatiques rigoureuses.

W. H. ZAGWIJN interprète le climat de l'Eburonien comme frais ou froid de même que celui du Ménapien (on trouve des traces de cryoturbations dans les niveaux ménapiens), celui du Waalien étant tempéré chaud à tempéré froid.

BIBLIOGRAPHIE

BALLESIO R. (1971). — Le Pliocène rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Univ., Lyon*, H. S. : 201-239, 3 fig., 3 tabl.

BALLESIO R. (1972). — Étude stratigraphique du Pliocène rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, nº 53, 333 p., 73 fig., 43 tabl., 4 pl.

BALLESIO R., GUÉRIN C., MÉON-VILAIN H., MIGUET R. et DEMARCQ G. (1973). — Observations et propositions biostratigraphiques sur la limite Pliocène-Quaternaire. Intern. Colloq. on the Problem « The boundary between Neogene and Quaternary », coll. of Papers IV, Moscou : 44-75, 6 tabl. h.t.

Source : MNHN, Paris

Ballesio R., Guerin C., Meon H., Michaux J., Pons A., Suc J. P. et Vernet J. L. (1976). — Flores plio-pleistocènes du Bas-Languedoc. Réunion Assoc. Palyn. langue française, Montpellier, 1976, 17 p., 3 tabl., 5 fig. (inédit).

Bandet Y., Donville B. et Michaux J. (1978). — Étude géologique et géochronologique du site villafranchien de Vialette (Puy-de-Dôme). *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (7), t. XX, n° 3 : 245-251, 5 fig.

Becker-Platen J. D., Benda L., Cepek P., V. Damels C. H., Megeling H., Meyer K. J., Steffens P., Streif H., Vinken R. (1977). — Beiträge zur plio-pleistozän grenzziebung in Mittelitalien. *Giornale geologia*, Bologna, ser. 2a, vol. XLI, fasc. I-II : 107-114, 3 fig.

Bertolani-Marchetti D., Accorsi C. A., Pelosio G. et Raffi S. (1979). — Palynology and stratigraphy of the Plio-Pleistocene sequence of the Stirone River (Northern Italy). *Pollen et Spores*, Paris, vol. XXI, n° 1-2 : 149-167.

Bertolni R. (1977). — Studio palinologico della serie di Le Castella (Calabria). *Atti Acad. Naz. Lincei*, Roma, ser. 8, vol. LXII, fasc. 4 : 547-555, 1 fig.

Boistel (1893). — La faune de Pikermi à Ambérieu (Ain). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 3e s., t. XXI : 296-304.

Bonifay E. et Pons A. (1972). — Stratigraphie et âge du gisement pléistocène ancien de Durfort (Gard). *C. r. som. séances Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 2 : 60-61.

Bosch M. van den, Cadee M. C. et Janssen A. W. (1975). — Lithostratigraphical and biostratigraphical subdivision of Tertiary deposits (Oligocène-Pliocène) in the Winterswijk—Almels region (eastern part of the Netherlands). *Scripta geologica*, Leiden, n° 29, 11 fig., 23 pl., 10 tabl.

Bout P. (1960). — Le Villafranchien du Velay et du Bassin hydrographique moyen et supérieur de l'Allier. Impr. Jeanne d'Arc, Le Puy, 344 p., 51 fig., 24 pl.

Bout P. (1970). — Absolutes ages of some volcanic formations in the Auvergne and Velay areas and chronology of the European Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, vol. 8 : 95-106, 2 tabl.

Bout P. (1973). — La contribution du Massif Central volcanique à la chronologie du quaternaire européen. *in* Symposium J. Jung : Géologie, géomorphologie et structure profonde du Massif Central français, Clermont-Ferrand 1971 : 511-527, 2 fig., 1 tabl.

Bout P. (1973). — Les volcans du Velay. Watel impr., Brioude, 255 p., 13 fig.

Bout P. (1978). — Problèmes du volcanisme en Auvergne et Velay. Watel impr., Brioude, 326 p., 23 fig.

Burgh J. van der (1974). — Lower Pleistocene wood-remains from Tegelen. *Scripta geol.*, Leiden, n° 25, 35 p., 2 tabl., 6 pl.

Campy M., Guerin C., Meon H, et Truc G. (1973). — Présence d'une association de grands mammifères, de mollusques continentaux et d'une microflore d'âge villafranchien inférieur dans la région de Desnes, Vincent, Bletterans (Jura, France). *Annales Sci. Univ. Besançon*, 3e s., fasc. 18 : 23-85, 6 fig., 7 tabl.

Charre J. P. et Grangeon P. (1967). — Quelques plantes fossiles trouvées dans les argiles de Cornuscles (Ardèche). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, n° 1 : 18-28.

Combemorel R., Guerin C. et Meon-Vilain H. (1970). — Un nouveau gisement de Vertébrés mio-pliocènes à Priay (Ain). *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, Paris, 2e s., n° 4 : 33-47, 4 fig., 1 pl.

Delson E. (1975). — Paleoecology and zoogeography of the old World Monkey. In R. H. Tuttle : Primate Functional Morphology and Evolution. Mouton edit., The Hague, p. 37-64, 1 tabl.

Ehrlich A. (1966). — Contribution à l'étude des gisements volcano-lacustres à Diatomées de Rochessauve et St. Bauzile (Ardèche). *Bull. Soc. Géol. France*, VIII : 311-321, pl. V.

Ehrlich A. (1968). — Étude de quelques gisements diatomifères villafranchiens du bassin du Puy. *Bull. As. Fr. Et. Quat.*, Paris, n° 13 : 293-304, 2 fig., 1 tabl.

Ehrlich A. (1968). — Les diatomées fossiles des sédiments villafranchiens de Senèze (Massif Central, France). *Bull. Ass. Fr. Et. Quat.*, Paris, n° 17 : 267-280, 2 fig.

Elbai H. (1969). — La flore sporo-pollinique du gisement villafranchien de Senèze (Massif Central, France). *Pollen et Spores*, Paris, vol. XI, n° 1 : 127-139.

Gaudant J. (1979). — L'ichtyofaune tiglienne de Tegelen (Pays-Bas) : signification paléo-écologique et paléoclimatique. *Scripta geologica*, Leiden, n° 50, 16 p., 1 tabl. 2 pl.

Source : MNHN, Paris

GINSBURG L. (1968). — L'évolution du climat au cours du Miocène en France. *Bull. Assoc. Naturalistes Orléanois et Loire moyenne*, Orléans, n.s., nº 41, 11 p., 2 fig.

GINSBURG L. (1975). — Étude paléontologique des vertébrés pliocènes de Pont-de-Gail (Cantal) *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, t. XVII, nº 5 : 752-759, pl. 7.

GRANGEON P. (1951). — Étude d'un nouveau gisement de plantes fossiles tertiaires et de quelques nouvelles espèces découvertes à Ceyssac. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 6e sér., t. I : 75-77, 1 fig.

GRANGEON P. (1952). — Études du gisement de plantes fossiles tertiaires de l'Aubépin (Haute-Loire). *Rev. Sci. not. Auvergne*, t. 18, fasc. 1 à 4 : 31-58, 5 fig., 4 pl.

GRANGEON P. (1957). — La flore miocène des environs de Privas (Ardèche). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. LXXVII : 184-196, 2 fig.

GRANGEON P. (1957). — La flore pontienne de Gourgouras (Ardèche). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 6e sér., t. 3 : 303-320, 3 pl.

GRANGEON P. (1958). — Contribution à l'étude de la paléontologie végétale du massif du Coiron (Ardèche). *Mém. Soc. Hist. not. Auvergne*, nº 6, 227 p., 7 fig., 43 pl.-t. 7 pl. h.t.

GRANGEON P. (1967). — Le cours Villafranchien de la Senouire dans le bassin de Paulhaguet et quelques remarques sur certains phénomènes volcaniques de la région au S-E de Cerzat (Haute-Loire). *Bull. Ass. Fr. et quatern. Paris*, p. 145 à 163, 9 fig., 3 ph., p. 146 à 150, 1 fig.

GRANGEON P. (1968). — A propos des couches rouges conservées sous les produits volcaniques du Coiron (Ardèche). *Extr. Bull. mens. Soc. Linnéenne Lyon*, nº 4 : 166 à 169.

GUERIN C., BALLESIO R., MEON-VILAIN H. (1969). — Le *Diceratherium megarhinus* (*Mammalia, Rhinocerotidae*) du Pliocène de St-Laurent-des-Arbres (Gard). *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, nº 31 : 35-145, 19 fig.

GUERIN C. et MEIN P. (1971). — Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Univ. Lyon*, H. S., 5e congr. Néogène médit. : 131-170, 1 fig., 1 tabl.

GUERIN C. et MEON-VILAIN H. (1972). — Une nouvelle espèce de rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) à Vialette (Haute-Loire, France) et dans d'autres gisements du Villafranchien inférieur européen : *Dicerorhinus jeanvireti* nov. sp. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, nº 49 : 53-150, 22 texte-fig., 31 tabl., 6 pl.

GUERIN C. (1975). — Les rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) des gisements pliocènes français : intérêt biostratigraphique et paléoécologique. Coll. Intern. CNRS, nº 218 (Paris, juin 1973) ; problèmes actuels de paléontologie, évolution des vertébrés : 739-747, 1 tabl.

GUERIN C. (sous presse). — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur au Pléistocène terminal en Europe occidentale.

GUERNET C. et SAUVAGE J. (1970). — Observations nouvelles sur le Néogène de la région de Pikermi et Raphina (Attique, Grèce). *Bull. Soc. Géol. France*. Paris, t. XII, nº 2 : 241-245, 1 fig., 1 pl.

KRETZOI M. (1975). — New Ramapithecines and Pliopithecus from the Lower Pliocene of Rudabanya in north-eastern Hungary. *Nature*, Londres, vol. 257 : 578-581, 6 fig.

LATREILLE G. et MEON-VILAIN H. (1966). — Sédimentologie et palynologie d'un sondage dans le Tertiaire supérieur d'Ambérieu-en-Bugey (Ain). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, N.S., nº 13 : 7-18, 3 fig., 2 tabl.

LONA F. et BERTOLDI R. (1975). — The vegetational and climatological history of the Upper Pliocène of the central northern Italy. Marine and non-marine correlating zones within the mediterranean Neogene. Proc. VIth congress Regional Comm. Medit. Neogene Stratigr., Bratislava : 371-372.

MARTY P. (1920). — Stratigraphie du gisement fossilifère du Pont-de-Gail près de Saint-Clément (Cantal). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 4e s., t. XX : 27-36, 5 fig.

MEIN P. (1975). — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. *Report on activity of R.C.M.N.S. working groups*, Bratislava : 78-81, 2 tabl.

MEIN P. (1979). — Rapport d'activité du groupe de travail vertébrés, mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères. In VIth Intern Congr. Mediterranean Neugene, Athènes, *Ann. Géol. Pays Hellen.*, fasc. III : 1367-1372.

MEON H. (1970). — Palynologie des formations miocènes supérieures et pliocènes du bassin du Rhône (France). *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, nº 38, 167 p., 51 fig., 17 tabl., 15 pl.

Source : MNHN, Paris

Meon-Vilain H. (1972). — Analyse palynologique de la flore du gisement villafranchien de Vialette (Haute-Loire). *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n° 49, 1972 : 151-156, 1 tabl.

Meon H., Ballesio R., Guerin C. (1979). — Corrélations biostratigraphiques dans le Néogène du Sud-Est de la France. In Proceedings VIIth International congress on mediterranean Neogene, Athènes. *Ann. Géol. Pays Hellen.*, t.h.s., fasc. II : 807-816, 2 tabl.

Michaux J., Suc J. P. et Vernet J. L. (1979). — Climatic significance of the history of the *Taxo* diaceae in the Pliocene and early Pleistocene of Western Europe. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, Amsterdam, vol. 27 : 185-191, 2 tabl.

Naud G. et Suc J. P. (1975). — Contribution à l'étude paléofloristique des Coirons (Ardèche) : premières analyses polliniques dans les alluvions sous-basaltiques et interbasaltiques de Mirabel (Miocène supérieur). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 7es., XVII, n° 5 : 820-827, 2 fig., 2 pl.

Orgetta M. (1979). — Erste ergebnisse einer palynologischen Untersuchung der lignite von Pikermi-Attika ; In VIIth Intern. Cong. Mediterranean Neogene, Athènes, *Ann. Géol. Pays Hellen.*, t.n.s., fasc. 11 : 909-921.

Pons A. (1964). — Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocènes de la région rhodanienne. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, Marseille, 12e s., n° 5 : 499-722, 23 fig., 7 tabl., 11 depl. h.t., 3 pl. h.t.

Pons A. (1968). — Analyse pollinique et datation des argiles de Cornuscles (Ardèche). *Ann. Fac. Sci. Marseille*, n° 51 : 157-164, 1 fig., 1 tabl.

Reymond M. A. (1967). — Contribution à l'étude palynologique des sédiments pliocènes du Bas-Dauphiné. Thèse 3e cycle Fac. Sci. Lyon, n° 0291, 86 p., 29 fig. (inédit).

Richard M. (1948). — Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine : les gisements de mammifères tertiaires. Thèse Sciences Fac. Sci. Paris, n° 3066, Soc. géol. édit. 380 p., 52 fig.

Rögl F., Steininger F. F., Muller C. (1978). — Middle Miocene salinity crisis and paleogeography of the Paratethys (Middle and Eastern Europe). *Initial reports of the Deep Sea Drilling Project*, Washington, vol. XLII, part 1 : 985-990, 7 fig.

Sanz de Siria Catalan A. (1977). — Estudio de la flora terciaria de la cuenca de la Sen d'Urgell. *Bol. inf. inst. prov. paleont. Sabadell*, IX, 1 : 25-29.

Suc J. P. (1971). — Présence d'un faciès fluvio-marin dans les marnes à micro-mammifères de Celleneuve (Hérault). *Bull. Assoc. fr. Et. Quat.*, Paris, n° 29 : 251-258, 2 pl.

Suc J. P. (1974). — Analyse pollinique de la Brèche ossifère du Lazaret de Sète (Hérault), Pléistocène inférieur. *Géologie méditerranéenne*, Marseille, t. 1, n° 3 : 105-110, 1 pl.

Suc J. P. (1976). — Apports de la palynologie à la connaissance du Pliocène du Roussillon (sud de la France). *Geobios*, Lyon, n° 9, fasc. 6 : 741-771, 9 fig., 1 pl.

Suc J. P. (1978). — L'étude palynologique du Pliocène du Sud de la France dans son contexte géologique : méthode d'approche et résultats. *Ann. Mines Belgiques*, Bruxelles, 6e Livr. : 713-718, 1 fig.

Teixera C. et Pais J. (1976). — Introduçao à Paleobotanica. Lisboa, 210 p., 69 fig.

Thaler (1964). — Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du tertiaire d'Europe. *C. r. som. Soc. géol. France*, Paris, fasc. 4 : 118.

Zagwijn (1960). — Aspects of the Pliocene boundary and early Pleistocene vegetation in the Netherlands. *Mededelingen Geol. Sticht.*, Maastricht ser. C, III-1, n° 5, 78 p., 8 fig., 16 pl.

Zagwijn W. H. (1974). — The Pliocène-Pleistocene boundary in western and southern Europe. *Boreas, Oslo*, n° 3 : 75-97.

Zagwijn W. H. (1975). — Variations in climate as shown by pollen analysis, especially in the Lower Pleistocene of Europe. In Wright A. E. and Moseley F. : Ice Ages, *Geol. Journ.* Liverpool, spec. issue n° 6 : 137-152, 8 fig.

Source : MNHN, Paris

LA FLORE POLLINIQUE D'UN NIVEAU GYPSEUX DE LA SÉRIE DE PORTEL (AUDE-FRANCE) : OLIGOCÈNE TERMINAL

PAR

Mostefa BESSEDIK *

Résumé. — Un niveau gypseux de la formation languedocienne de Portel a livré une microflore riche et diversifiée (45 taxons reconnus parmi lesquels dominent Juglandaceae et Oleaceae). L'existence d'un milieu lagunaire est confirmée, ce qui constitue un argument supplémentaire quant à la corrélation de ces dépôts avec le début de la transgression aquitanienne comme le suggèrent des datations indirectes fournies par les petits Mammifères. La formation de Portel se serait déposée à la fin d'une période ayant connu une certaine aridité indispensable à la précipitation des gypses.

Summary. — A cristalline gypsum level from Portel series (Languedoc) has yielded a rich and diversified microflora. A lagoon environment is confirmed. This allows to correlate these deposits with the beginning of the aquitanian transgression according to chronological data given by micromammals. The Portel formation has been deposited at the end of a relatively drier period essential for gypsum precipitation.

La formation de Portel, située en Languedoc, plus précisément dans le bassin de Narbonne-Sigean (× = 648,25 ; y = 83,2) est caractérisée par une alternance de marnes et de gypses surmontée par des marno-calcaires (A. SALLÉLES, 1942). Un niveau gypseux cristallisé en fer de lance a été soumis à l'analyse pollinique (M. BESSEDIK, 1979) qui sera ultérieurement étendue à d'autres échantillons.

Pour C. ROSSET (1964), ces gypses se sont déposés sous un climat chaud (macrorestes de Lauracées et de Palmiers) favorisant une évaporation intense (présence de sels). La présence de nombreux fossiles saumâtres (*Potamides*) ou marins (foraminifères) confirme l'origine lagunaire de ces gypses et pose le problème du voisinage de la mer lors de leur précipitation. Dans la partie sud du bassin Narbonne-Sigean existe un accident NNE-SSW (C. ROSSET, 1964). Le compartiment est, auquel appartient la série gypseuse de Portel, s'achève par la formation lacustre marno-calcaire de Sigean attribuée à la biozone de Paulhiac grâce à deux gisements de Rongeurs (Relais des Cathares et les Trois Moulins ; J. P. AGUILAR, 1977) que J. P. AGUILAR (1979) corrèle avec la zone N4 de Blow (début de la transgression aquitainienne). De ce fait, l'âge des gypses de Portel doit être reconsidéré, s'intégrant mieux dans une paléogéographie se situant au début de l'arrivée de la mer aquitanienne comme les gypses d'Aix-en-Provence (J. P. AGUILAR et *al.*, 1978 ; R. ANGLADA et *al.*, 1978).

RÉSULTATS DE L'ANALYSE PALYNOLOGIQUE

Le niveau de détermination est très variable. Parfois il a été possible d'avancer un nom de genre dont la signification écologique a été dans plusieurs cas atténuée par la juxtaposition du terme « type », compte tenu de l'ancienneté du dépôt. Bien souvent, le niveau de détermination est demeuré à celui de la famille.

* Laboratoire de Palynologie du CNRS, E.R. 25, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier cedex.

Source : MNHN, Paris

Abietaceae	indéterminables	18
	Pinus	18
Taxodiaceae		20
	inaperturé	1
Anacardiaceae	*Pistacia*	2
Apocynaceae	type-*Nerium* (?)	1
Betulaceae	*Betula*	4
	Carpinus	1
	Corylus	1
Buxaceae	*Buxus*	2
Celastraceae		2
	(?)	4
Ericaceae		1
Fagaceae	type-*Castanea*	5
	Fagus	3
	type-*Quercus*	9
Hamamelidaceae	type-*Distylium*	11
	type-*Rhodoleia*	2
	type-*Trichocladus* (?)	1
Juglandaceae		5
	Carya	13
	Engelhardtia	64
	Platycarya	76
Melastomataceae		2
Meliaceae		3
Mimosaceae	*Prosopis*	1
Myricaceae	*Myrica*	9
Oleaceae	*Jasminum*	1
	Ligustrum	2
	type-*Olea*	108
Rhamnaceae		5
	type-*Rhamnus*	2
Sapindaceae		2
Sapotaceae		6
Salicaceae	*Salix*	1
Ulmaceae	type-*Celtis*	3
	type-*Ulmus-Zelkova*	24
	A.P.	433
Amaranthaceae-Chenopodiaceae		22
Euphorbiaceae (?)		4
Graminae		10
Papilionaceae		3
Plantaginaceae	*Plantago*	2
Polygonaceae	*Rumex* (?)	3
Restionaceae		1
Rosaceae (?)		1
Rubiaceae (?)		1
	N.A.P.	47
indéterminés		55
indéterminables		42
Nombre total de Pollens		577
Spores monolètes		48
Spores trilètes		2
autres spores		7
Nombre total de spores		57
Nombre total de Pollens et Spores		634
Microplancton	Acritarches	1 078

Source : MNHN, Paris

Déterminations nouvelles.

Hamamelidaceae.

Type-*Distylium* (Pl. 1 ; Fig. 8 et 9), pollen de taille moyenne, subsphérique, à peu près équiaxe (E = 20 à 26 µ), tricolpé, sillons à bords craquelés, très finement réticulé, exine mince à columelles basses, endexine très mince. Le genre *Distylium* comprend actuellement dix espèces vivant en Asie du sud-est.

Type-*Rhodoleia* (Pl. 1 ; Fig. 12 et 13), pollen de taille moyenne, légèrement longiaxe (P = 22 µ ; E = 20 µ), tricolpé, à petit triangle polaire, sillons à bords déchirés, très finement réticulé, ectexine épaisse (1,5 µ). Le genre est actuellement en Asie du sud-est.

Type-*Trichocladus* (?) (Pl. 1 ; Fig. 3), pollen de taille moyenne, subsphérique, légèrement longiaxe (P = 18 µ ; E = 16 µ), tricolpé, bords du sillon déchirés, finement réticulé. l'ectexine est très peu épaisse (0,5 µ) et l'endexine est très mince. Ce genre vit actuellement en Afrique du sud et en Afrique tropicale.

A notre connaissance, ce serait la première fois que ces taxons seraient signalés dans le Tertiaire européen.

Mimosaceae.

Prosopis (Pl. 1 ; Fig. 14 à 16), de taille assez grande, ce pollen est bréviaxe (P = 24 µ ; E = 28 µ), tricolporé avec une ectoaperture largement ouverte mais se rétrécissant au niveau de l'endoaperture circulaire, nettement marquée ; l'exine est aréolée en surface et perforée ; l'ectexine, plus épaisse que l'endexine, s'amincit au voisinage de l'aperture.

Les espèces actuelles de ce genre vivent dans les zones chaudes (Algérie, Palestine et Inde du Nord-Ouest).

C'est la première fois que le genre *Prosopis* est signalé dans le Tertiaire européen.

Interprétation des données palynologiques

Quarante-cinq taxons ont été reconnus pour un total de 480 pollens : cette flore pollinique est dominée par les pollens d'arbres et d'arbustes, les pollens d'Oleaceae, de Juglandaceae et, à un degré moindre, d'Ulmaceae et d'Hamamelidaceae en constituant l'essentiel.

Le nombre relativement faible des spores pourrait indiquer que les apports fluviatiles ne jouaient pas un rôle important.

L'existence d'un milieu de sédimentation lagunaire est confirmée par le nombre très élevé d'un seul type de kystes d'Acritarches, ce qui s'accorde avec la présence des fossiles saumâtres et marins signalés par C. Rosset (1964) et appuie son hypothèse concernant le mode de dépôt des gypses.

La précipitation du gypse s'explique par la prédominance de l'évaporation sur les apports liquides. Ceci ne peut être possible qu'en relation avec une certaine aridité climatique (P. F. Burollet *et al.*, 1972). Le caractère sec du climat serait alors à mettre en relation avec la forte représentation des pollens du type-*Olea* (17 % du total sporo-pollinique), la présence de pollens de *Pistacia*, *Nerium* (?), *Buxus*, *Prosopis*, Rhamnaceae et Restionaceae avec, à un degré moindre, la bonne représentation des pollens d'*Engelhardtia* (10 % du total sporo-pollinique) et la quantité relativement faible des pollens de Taxodiaceae.

Rappelons qu'un développement de l'aridité avait été signalé en Languedoc à la fin de l'Oligocène par L. Thaler (1966).

Parmi les flores contemporaines, c'est avec celles d'Aix-en-Provence (G. de Saporta, 1889 ; C. Sittler, 1967) que la microflore de Portel présente le plus d'affinités.

Les premières analyses en cours sur les marnes marines de l'Aquitanien de Montpellier révèlent des microflores riches en pollens d'Abietaceae (*Pinus* essentiellement) et de Juglandaceae, les pollens du type-*Olea* ne réalisent pas des fréquences élevées (de l'ordre de 4 % du total spro-pollinique). Compte

Source : MNHN, Paris

tenu des conditions climatiques sous lesquelles se dépose le gypse, on possède peut-être avec le pollen du type-*Olea* un marqueur climatique intéressant pour le Miocène des régions méridionales.

En conclusion, ce travail a permis la reconnaissance au niveau pollinique de plusieurs taxons déjà connus dans les macroflores oligocènes d'Europe : *Nerium*, Sapindaceae et Meliaceae. Certaines déterminations sont originales : type-*Distylium*, type-*Rhodoleia*, type-*Trichocladus* (?) (Hamamelidaceae) et *Prosopis* (Mimosaceae).

L'analyse palynologique confirme le mode de dépôt lagunaire des gypses de Portel, ce qui constitue un argument supplémentaire quant à la corrélation de ces dépôts avec le début de la transgression aquitanienne comme le suggèrent les datations indirectes fournies par les petits Mammifères.

La formation de Portel se serait déposée à la fin d'une période ayant connu une certaine aridité indispensable à la précipitation des gypses. Toutefois, la présence en nombre assez élevé de taxons actuellement plus fréquents en régions tropicales à subtropicales qu'ailleurs (Celastraceae, Hamamelidaceae, Juglandaceae, Meliaceae, Melastomataceae, Sapindaceae et Sapotaceae) pourrait être mise en relation avec un accroissement de l'humidité lié à un réchauffement (C. SITTLER, 1967) et à l'avancée de la mer aquitanienne.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. où j'ai été accueilli. Madame M. VAN CAMPO, Directeur du Laboratoire, m'a fait profiter de ses conseils et de sa grande bienveillance.

J'exprime ma reconnaissance à Monsieur PH. GUINET, Directeur-adjoint du Laboratoire, pour l'aide qu'il m'a apportée dans la mise au point de certaines déterminations ainsi que pour les nombreuses discussions dont il m'a fait profiter.

Monsieur J. P. SUC a dirigé ce travail et m'a aidé dans sa réalisation, je l'en remercie.

Monsieur FABRE, Directeur de l'usine des Plâtrières de France à Portel, m'a réservé un excellent accueil.

BIBLIOGRAPHIE

AGUILAR J. P. (1977). — « Données nouvelles sur l'âge des formations lacustres des bassins de Narbonne — Sigean et de Leucate (Aude) à l'aide des micromammifères », *Géobios*, Lyon, 10, 4 : 643-645, 1 fig.

AGUILAR J. P. (1979). — « Principaux résultats biostratigraphiques de l'étude des Rongeurs miocènes du Languedoc », *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 288 : 473-476, 1 tabl.

AGUILAR J. P., MICHAUX J., NURY D., SUDRE J., TOURAIN F. et VIANEY-LIAUD M. (1978). — « Découverte d'un gisement très riche (Mammifères et Mollusques principalement) à Venelles (Bouches-du-Rhône), premier niveau repère important dans la série du gypse d'Aix », *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 287 : 439-442.

ANGLADA R., ARNAUD M., BABINOT J. F., BRUNEL P., CARTZIGRAS F., COLOMB E. et JACQUET O. (1978). — « L'extension de la transgression aquitanienne dans les Bouches-du-Rhône : les calcaires de Pied d'Autry (Allauch) et d'Eguilles », *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 286 : 1563-1566.

BESSEDIK M. (1979). — « La flore pollinique d'un niveau gypseux de la série de Portel (Aude) : Oligocène terminal », D.E.A. biosystématique et évolution, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 32 p., 2 fig., 2 tabl., 2 pl. h.t.

BUROLLET P. F., BUSSON G., COUPEY C., FEDIAEVSKY A., FERRERO J. et MANDERSCHEID G. (1972). — « Stratigraphie des séries à évaporites », *Mém. B.R.G.M.*, Paris, 77 : 557-579, 14 fig., 1 tabl., 1 dpl. h.t.

ROSSET C. (1964). — « Étude géologique du bassin oligocène de Sigean — Portel (Aude) ». D.E.S., Paris, 103 p., 8 pl. h.t., 1 carte h.t.

SALLÈLES A. (1942). — « Étude minéralogique des gypses des Corbières », Thèse, Toulouse, 105 p.

Source : MNHN, Paris

SAPORTA G. de (1889). — « Dernières adjonctions à la Flore Fossile d'Aix-en-Provence », Édit. Masson, Paris, 2e partie, 192 p., 20 pl. h.t.

SITTLER C. (1967). — « Mise en évidence d'un réchauffement climatique à la limite de l'Oligocène et du Miocène », *Rev. Palaeobot. Palynol.*, Amsterdam, 2 : 163-172.

THALER L. (1966). — « Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe », *Mém. Mus. Hist. Nat., Paris*, sér. C, Sci. de la Terre, 17, 295 p., 25 fig., 15 tabl., 27 pl.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 1 (× 1 000)

Fig. 1. — Rhamnaceae, type-*Rhamnus*, aperture, vue méridienne.

Fig. 2. — Oleaceae, type-*Olea*, ornementation de l'exine, vue polaire.

Fig. 3. — Hamamelidaceae, type-*Trichocladus* (?), coupe optique méridienne.

Fig. 4 et 5. — Juglandaceae,
4, *Platycarya*, coupe optique équatoriale,
5, *Engelhardtia*, coupe optique équatoriale.

Fig. 6 et 7. — Celastraceae, vue méridienne,
6, ornementation de l'exine et aperture,
7, coupe optique équatoriale.

Fig. 8 et 9. — Hamamelidaceae, type-*Distylium*,
8, coupe optique et aperture, vue méridienne,
9, bords eraquelés du sillon, vue polaire.

Fig. 10 et 11. — Sapindaceae,
10, ornementation de l'exine et aperture, vue méridienne,
11, ornementation de l'exine, vue polaire.

Fig. 12 et 13. — Hamamelidaceae, type-*Rhodoleia*, vue polaire,
12, ornementation de l'exine.
13, coupe optique équatoriale.

Fig. 14 à 16. — Mimosaceae, *Prosopis*,
14, aperture, vue méridienne,
15, sommet des columelles, perforations, vue polaire,
16, coupe optique équatoriale.

Fig. 17. — Apocynaceae, type-*Nerium* (?), coupe optique équatoriale.

Fig. 18. — Restionaceae, perforations, aperture.

Fig. 19 et 20. — Meliaceae, vue méridienne,
19, perforations et aperture,
20, coupe optique méridienne.

Source : MNHN, Paris

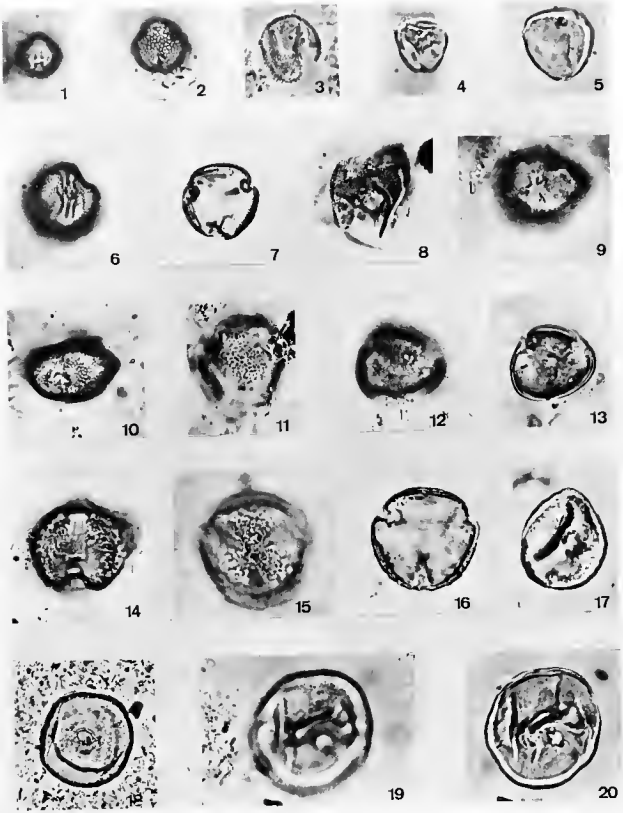


PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ESSAI DE RECONSTITUTION CLIMATIQUE CRÉTACÉ ET TERTIAIRE DU GABON ET DU CAMEROUN D'APRÈS LA PALYNOLOGIE

PAR

E. Boltenhagen * et M. Salard-Cheboldaeff **

Résumé. — Les palynoflores crétacées du Gabon et tertiaires du Cameroun, riches et variées, témoignent du grand développement de la végétation passée dans les territoires d'Afrique actuellement tropicale.

Les grandes lignes de cette végétation et ses variations qui se traduisent par une succession de complexes polliniques différents et qui correspondent sensiblement aux étages géologiques, apportent des renseignements sur l'évolution des paléoclimats.

Ainsi, il apparaîtrait dans le cas du Gabon que le climat aride et chaud du Crétacé inférieur serait relativement adouci par des influences marines au Crétacé moyen et remplacé par un climat moins sec et chaud au Crétacé supérieur. Dans le cas du Cameroun, ce même climat chaud et peu humide se retrouverait au Maestrichtien ; après un refroidissement relatif au Paléocène le climat chaud et de plus en plus humide se serait établi à partir de l'Eocène supérieur ; il se serait étendu à l'Oligocène et surtout au Miocène, entraînant la mise en place des formations denses humides qui auraient refoulé dans des refuges la flore xérique plus ancienne.

Cette fluctuation des climats qui engendre des changements dans la végétation pourrait être la conséquence du déplacement du continent africain. Ce dernier, après son individualisation au Crétacé, aurait atteint sa position actuelle dans sa lente dérive vers le Nord.

Summary. — The rich and varied cretaceous palynoflora of Gabon and tertiary palynoflora of Cameroun both witness the great development of vegetation in the past throughout today's tropical African territories.

The general lines of this vegetation and its variations demonstrated in the succession of different pollinic complexes and closely corresponding to the geological stages, offer information upon the evolution of paleoclimates.

It thus appears that in the case of Gabon, the hot and arid climate of the Lower Cretaceous would be relatively tempered by maritime influences on the middle Cretaceous, and then supplanted by a less dry and hot climate in the Upper Cretaceous. In the case of Cameroun, this same hot and barely humid climate would be found in the Maestrichtian ; after a relative cooling during the Paleocene, the hot and increasingly humid climate would have been established from the Upper Eocene ; it then would have extended to the Oligocene and especially the Miocene, causing the dense humid formations which might have enclosed the older xeric flora within its refuges.

This climatic fluctuations bringing about changes in the vegetation might be due to the displacement of African continent. The latter would have found its present location during its slow drift northward, following its individualization in the cretaceous layer.

* Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
** Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les bassins sédimentaires littoraux du Cameroun et du Gabon, très voisins, font partie du chapelet de bassins mésozoïques et coenozoïques qui jalonnent la côte ouest-africaine de la Mauritanie à l'Angola.

Leurs études palynostratigraphiques se complètent puisque le Crétacé terminal et le Tertiaire de l'un font suite aux séries crétacées de l'autre.

Jusqu'ici, les données paléobotaniques sur ces deux bassins (Cameroun et surtout Gabon) étaient très insuffisantes pour permettre de retracer l'histoire de leurs flores disparues. C'est aux travaux de Boltenhagen que nous devons de mieux connaître aujourd'hui la palynologie crétacée du Gabon, alors que Salard-Cheboldaeff entreprenait sur le Cameroun un travail équivalent pour une période plus récente (Maestrichtien-Miocène inférieur) permettant d'aboutir à une meilleure connaissance de la stratigraphie de cette région avec complément d'information en botanique.

En effet, les riches complexes sporopolliniques démontrent le grand développement de la végétation crétacée et tertiaire en Afrique actuellement tropicale (Cameroun et Gabon) dont l'évolution est reflétée par une succession de complexes différents. Même si, en palynologie, les déterminations botaniques n'ont pas la valeur taxinomique du système actuel, elles aident à tracer les grandes lignes de la végétation, ses variations, et par suite les modifications climatiques avec, bien entendu, d'autant plus de précisions que la période étudiée est plus récente.

Dans cette note, nous tentons de reconstituer la paléoécologie d'une période allant du Crétacé inférieur au Miocène inférieur, d'après les groupes qui, parmi les Ptéridophytes, les Gymnospermes, les Chlamydospermes et les Angiospermes, sembleraient correspondre à des « marqueurs » paléoclimatiques.

ÉVOLUTION DES PALYNOFLORES CRÉTACÉES DU GABON

« Wealdien »

C'est au cours du « Wealdien » que la palynoflore du Gabon, très pauvre à la base, commence à se développer. D'après Jardiné, Biens et Doerenkamp 1974, à côté de quelques formes caractéristiques (*Dicheiropollis etruscus* et *Alisporites*) d'affinités botaniques inconnues, on note la présence de Cheirolepidiacées (*Classopollis*), de Chlamydospermes (*Ephedriptes*), de quelques spores de Ptéridophytes (*Cicatricosisporites*, *Gleicheniidites*, *Concavisporites*) et l'apparition de pollens monocolpés correspondant probablement soit à des Cycadophytes, soit à des Angiospermes (Doyle et al., 1977).

Cet ensemble floristique « pauvre » qui se maintiendra à l'Aptien suggère un climat désertique ou semi-désertique, en tout cas aride et chaud.

Aptien

A côté des Ptéridophytes cités au Wealdien, et irrégulièrement observés, on remarque le développement important des xérophytes : Cheirolépidiacées (*Classopollis*) et Chlamydospermes (*Ephedripites*) qui deviennent quasi dominantes à l'Aptien supérieur alors que l'importance des grains monocolpés lisses rapportés aux Cycadophytes ou aux Ginkyophytes varie en sens inverse.

De plus, la présence à l'Aptien d'une épaisse série lagunaire salifère démontre formellement que la végétation décrite se développait sous un climat aride et très chaud.

Source : MNHN, Paris

ALBIEN

Une des caractéristiques de la palynoflore albienne se traduit par l'apparition de spores à expansions appartenant à une végétation aujourd'hui disparue et pouvant, parfois, être rapportés aux Equisétales (*Elateroplicites*).

Aux formes aptiennes viennent s'ajouter de nouvelles spores ptéridophytiques, les unes échinulées cf. Osmondacées (*Osmundacidites*), les autres lisses cf. Matoniacées (*Matonisporites*) ou Cyathéacées (*Cyathidites*), d'autres encore verruquées, rugulées ou réticulées rappelant les spores de Lycopodiacées (*Camarozonosporites* ou *Lycopodiumsporites*).

Parmi les grains de pollen, alors que le nombre des monocolpés lisses cf. Cycadophytes ou Ginkyophytes se réduit fortement, les xérophytes Chlamydospermes (*Ephedripites*) et Cheirolépidiacées (*Classopollis*) restent toujours très importants. De nouvelles familles d'Angiospermes apparaissent : Protéacées (*Triorites africanus*), Didymélacées/Euphorbiacées (*Hexaporotricolpites*), Caryophyllacées/Amaranthacées (*Cretacaciporites*).

Bien que l'apparition de nouvelles familles d'Angiospermes inciterait à penser à une modification climatique liée à la transgression, elle-même à l'origine d'une mer épicontinentale, la prédominance des Xérophytes cités tendrait à prouver la persistance d'une certaine aridité. Le climat pouvait être alors semi-aride et chaud.

CÉNOMANIEN.

La végétation cénomanienne se distingue peu de la végétation albienne du point de vue qualitatif, mais les différences quantitatives sont appréciables.

Ainsi, constate-t-on au cours du Cénomanien une réduction des Cryptogames vasculaires et un remplacement graduel des Gymnospermes (malgré la persistance des Cheirolépidiacées et des Chlamydospermes) par les Angiospermes dont les familles dominantes sont celles qui apparurent à l'Albien : Protéacées, Didymélacées/Euphorbiacées, Caryophyllacées/Amaranthacées.

Ce nouvel ensemble floristique qui se développe au cours de la régression cénomanienne au Gabon serait en relation avec une perturbation climatique marquée par un adoucissement possible du climat qui aurait été moins aride, mais toujours sec et chaud.

TURONIEN.

Le passage Cénomanien-Turonien marqué par la disparition des Cheirolépidiacées et des Protéacées ainsi que par l'expansion des Didymélacées/Euphorbiacées, correspond sans doute à une étape importante dans l'évolution de la paléoflore.

Cette évolution serait liée à l'ouverture de la mer épicontinentale au Sud, précédant la séparation définitive Amérique-Afrique et entraînant la transgression du Turonien inférieur. Quoiqu'il en soit, la disparition des Conifères xérophytiques et des Protéacées pourrait indiquer une augmentation de l'humidité.

On note l'expansion des Angiospermes encore associées aux Chlamydospermes (divers *Ephedripites*) dont les Caryophyllacées/Amaranthacées concurrencent les Didymélacées/Euphorbiacées, surtout au Turonien supérieur.

Le climat devait être cependant encore chaud, compte tenu de l'habitat actuel de ces derniers.

A la limite supérieure du Turonien, les Didymélacées/Euphorbiacées ainsi que les Caryophyllacées/Amaranthacées et les Chlamydospermées diminuent nettement d'importance.

SÉNONIEN.

Au cours du Sénonien inférieur, les Didymélacées/Euphorbiacées, les Caryophyllacées/Amaranthacées et les Chlamydospermes (*Ephedripites*) s'éteignent progressivement. Elle sont remplacées par les Myrtacées (*Myrtacidites, Myrtaceidites, Cupanieidites*) et d'autres Protéacées (*Proteacidites*) dont les proportions varient en sens inverse au Sénonien supérieur.

Source : MNHN, Paris

Mais surtout, la flore sénonienne se caractérise par l'épanouissement des Angiospermes comprenant des Monocotylédones assez fréquentes. Les grains de pollen déjà diversifiés, dont certains se retrouvent d'ailleurs dans la flore actuelle, montrent l'existence d'une végétation riche et spécifique à l'Afrique aujourd'hui tropicale.

Au Sénonien supérieur, se manifestent quelque Graminées et Restionacées, quelques Ulmacées (*Ulmipollenites*) et l'ébauche du cycle des Palmiers.

Le retrait des familles connues à l'étage précédent, le développement des Myrtacées, puis l'explosion des Angiospermes indiquerait l'existence de fluctuations climatiques.

Le climat toujours chaud pourrait être modéré par des influences océaniques devenues permanentes dans la région littorale gabonaise.

ÉVOLUTION DES PALYNOFLORES MAESTRICHTIENNE ET TERTIAIRE AU CAMEROUN

Maestrichtien.

La flore maestrichtienne du Cameroun assez riche en grains de pollen comprend, comme à la fin du Sénonien du Gabon, les derniers *Ephedripites*, quelques Ulmacées et Restionacées à côté de *Proteacidites* (Protéacées du genre *Lomatia* ?). Mais le pourcentage le plus important est atteint par les Monocotylédones représentant de Palmiers (Mauritiées, Arécacées) et ancêtres de *Nipa* (g. *Spinizonocolpites* et *Proxapertites*).

Quelques formes rares appartiennent au groupe des *Triprojectacites* ou *Projectaperturites* (*Aquilapollenites* et *Translucentipollis*).

Cet ensemble pollinique témoignerait d'un climat chaud et peu humide au Maestrichtien.

Paléocène.

Le passage Maestrichtien-Paléocène est nettement marqué par une sorte de discontinuité dans la composition des ensembles polliniques. Exception faite des *Nipa* (groupe des *Spinizonocolpites*), l'assemblage floristique précédent est remplacé par des Dicotylédones non identifiées (*Retitricolpites clarensis*, *Scabratriporites annellus*) et par de nouvelles Monocotylédones (ancêtres d'autres Palmiers) parmi lesquels *Psilamonocolpites medius* atteint le plus fort pourcentage.

Ce net changement de la flore pourrait être la conséquence du refroidissement paléocène généralement admis sur tout le globe et caractérisé de plus, au Cameroun, par une augmentation du pourcentage de *Psilamonocolpites medius* comme l'affirme Van der Hammen (1961).

Cet épisode pourrait correspondre aux zones de transition 1 et 2 de la base du Paléocène délinies en Europe Centrale par Krutzsch (1967) au cours desquelles la flore à Normapolles (quasi inconnue en Afrique Équatoriale), qui indiquerait un climat chaud et plus ou moins humide, s'appauvrit au profit des premiers éléments arcto-tertiaires plus froids.

Éocène.

L'Éocène semble se caractériser par un climat chaud et un peu plus humide. En effet, dès l'Éocène basal, on note une augmentation des spores de Ptéridophytes, même si les proportions sont encore peu élevées ; la plupart se rattachent aux Polypodiacées.

Bien que certains genres inconnus aujourd'hui ne nous permettent pas de préjuger de leur écologie (*Auriculopollenites*, *Doualaidites*, *Retibrevitricolpites triangulatus*), ils sont incorporés dans une population qui constitue trois ensembles successifs : Graminées et Palmiers d'abord, puis disparition des Graminées et maintien des Palmiers avec toujours *Spinizonocolpites* annonçant les *Nipa*, et enfin développement important des Dicotylédones parmi lesquels de nombreuses familles actuelles sont représentées.

Source : MNHN, Paris

Citons les Bombacacées (*Bombax*), les Cesalpiniacées à pollens striés, les Convolvulacées (*Merremia*), les Ctenolophonidacées (*Ctenolophon*), les Euphorbiacées (*Amanoa, Alchornea*), les Guttifères (*Symphonia*), les Lecythidacées (*Petersianthus macrocarpus*), les Mimosacées (*Pentaclethra, Acacia, Calpocalyx*) ; les Rubiacées (groupe des Triporés), les Sapotacées (cf. *Mimusops*).

Toutefois, la présence de Graminées, de certaines Apocynacées (*Rauwolfia*), Combrétacées, Mimosacées (*Parkia*), de Ptéridophytes en proportion encore peu élevée, démontre la coexistence de plantes de forêt sèche et de plantes de forêt plus humide.

Oligocène.

La flore oligocène devient plus riche encore qu'à l'étage précédent et la plupart des spores et des grains de pollen se rapprochent des formes actuelles.

Le climat chaud deviendrait alors plus humide. C'est en effet dès cette époque que l'on observe la présence de nombreux champignons (soit sous forme d'organismes entiers, soit sous forme de spores) et le développement plus important des Ptéridophytes qui sont représentées surtout par les Schizéacées (*Lygodium, Mohria, Anemia*), les Parkériacées (*Ceratopteris*), les Polypodiacées (*Adiantum, Loxogamme, Pyrrhosia, Stenochlaena*).

Les Angiospermes, malgré l'extinction de certains Palmiers (*Spinizonocolpites* entre autres), prennent leur part dans l'apparition quasi explosive de formes nouvelles. On remarque une plus grande diversité des Cesalpiniacées (*Afzelia, Brachystegia*), des Euphorbiacées (avec le type *Klaineanthus*), des Mimosacées (*Sindora, Fillaeopsis, Amblygonocarpus*), des Rubiacées (*Randia, Mitragyna, Macrosphyra*) et la représentation de familles nouvelles : Annonacées (*Annona*), Cucurbitacées (*Sicyos*), Hippocratéacées (*Hippocratea, Campylostemon*), Protéacées (*Protea* ou *Faurea*), Rosacées (*Parinari* ou *Hirtella*).

Miocène inférieur.

Le maintien des Champignons, le développement des Ptéridophytes et l'apparition de nouvelles familles d'Angiospermes comme les Balanophoracées, les Lythracées, les Malvacées, les Myristicacées (*Pycnanthus*) témoigneraient d'un climat encore chaud et de plus en plus humide au Miocène.

La flore angiospermienne oligocène se retrouve plus diversifiée au Miocène. Certaines familles ont une représentation plus large ; c'est le cas des Hippocrateacées (*Hippocratea welwitchii*), des Bombacacées (*Rhodognophalon breviscupe*), des Méliacées, des Rubiacées (*Gardenia, Oligodon*).

Les Gymnospermes s.s. font défaut dans le matériel pollinique tertiaire. L'observation de tracheides aréolées ne suffit pas pour témoigner de leur présenee. Mais si elles existaient au Tertiaire, leur rôle apparaîtrait négligeable, comme dans la flore actuelle, comparé à leur importanee en zone tempérée.

Parmi les Monocotylédones (Graminées et Palmiers surtout), les Palmiers deviennent très discrets ; ils sont en effet presque absents dans la forêt équatoriale actuelle. Quant aux Graminées, elles sont aussi peu représentées ; si elles occupent aujourd'hui une place importante dans les savanes, elles vivent en nombre réduit dans le sous-bois de la forêt dense.

Les Dicotylédones sont représentées par un nombre élevé de pollens variés, formant un ensemble hétérogéne dans lequel les groupements significatifs sont difficiles à discerner. Les espéces sont nombreuses mais aucune ne prédomine très fortement. Cette diversité botanique n'est pas simplement due au fait que dans une zone de sédimentation tout le matériel est mélangé, apporté par le vent et les cours d'eau. Elle reflète bien la « complexité floristique de la forêt dense humide tropicale » dans laquelle coexistent de trés nombreuses espéces arboresecentes, lianescentes, épiphytes parasites vivant sur de grandes étendues, rendant difficile la recherche des « unités phytosociologiques ».

Il faut noter que dans l'ensemble floristique décrit à l'Oligocéne et au Miocène inférieur, se distingue un îlot de plantes de milieu plus sec comme *Annona, Acacia* ou *Parkia*. Il se pourrait que ces grains de pollen proviennent des forêts claires ou des savanes périforestiéres ; l'absenee de Graminées n'incite pas à retenir cette hypothèse. Ces taxons xériques pourraient représenter une végétation développée sur cuirasses ferrugineuses ou latéritiques qui prennent naissance dans les sols de savanes et qui existent à l'état fossile au Cameroun, ou bien ces taxons représenteraient des enclaves floristiques

Source : MNHN, Paris

xériques, des bastions « reliques » qui auraient survécu au moment où la forêt dense humide envahissait le territoire.

Il est, en effet, fort probable que les éléments oligocènes-miocènes les plus secs restent les témoins des climats crétacé, paléocène et même éocène précédents, comme le pense Veloso (1948) pour les cerrados actuels de l'Amérique du Sud, localisés dans un climat pluvial.

CONCLUSIONS

Il apparaît que durant le Crétacé et au cours du Tertiaire, les territoires gabonais et camerounais aient connu une succession de paléoclimats.

Les principales données sont récapitulées dans le tableau ci-joint sur lequel ont été schématisées, en plus des âges des principaux taxons botaniques et du climat, les tendances régressives ou transgressives pour chaque étage. Ces dernières (tracées en traits pleins) pour le Gabon sont déduites des données concernant le faciès sinon la lithologie, contrairement à celles du Cameroun (traits interrompus) pour lequel elles ont été présumées d'après la palynoflore, le faciès restant trop monotone tout le long de la coupe.

De l'étude palynologique du Crétacé du Gabon, il ressort cinq étapes floristiques en relation avec la paléogéographie régionale. Ainsi, au climat aride et chaud du Crétacé inférieur aurait succédé un climat relativement adouci par les influences marines au Crétacé moyen pour aboutir à un climat moins sec et chaud au Crétacé supérieur.

Cette dernière déduction concorde avec ce que montre l'ensemble pollinique maestrichtien du Cameroun, où l'existence des formations denses humides connues aujourd'hui derrière la mangrove se serait manifestée seulement à partir de l'Éocène supérieur pour se développer pendant l'Oligocène et surtout le Miocène.

Ces formations denses auraient été précédées par une flore xérique plus ancienne qu'elles auraient refoulée dans des refuges au moment de leur grande expansion.

Ces hypothèses semblent en accord avec les idées de Monod (1957) sur les grandes divisions chorologiques de l'Afrique.

Elles confirmeraient en partie les idées émises par Louvet (1971) qui étudia l'évolution des flores tertiaires de l'Afrique Nord-Équatoriale à partir de la paléoxylologie. Il y aurait eu, dès l'Éocène moyen, « une zone soudano-guinéenne comprise entre une zone de forêt humide bordant la Mésogée au Nord et une autre correspondant à la zone équatoriale au Sud ». Si le « biotope soudano-guinéen a pris de plus en plus d'importance à l'Éocène supérieur et à l'Oligocène vers la Mésogée » selon Louvet, il est probable que, corrélativement, les formations denses de la zone équatoriale s'étalaient pour atteindre leur physionomie actuelle.

La fluctuation des paléoclimats qui entraîne des changements dans la végétation pourrait être la conséquence du déplacement vers le Nord-Est du continent africain. D'après la théorie de la Tectonique des Plaques qui regroupe l'hypothèse de la Dérive des Continents (Wegener, 1912) et celle du Renouvellement des Fonds Océaniques (Hess, 1962, Coulomb, 1969), l'Afrique, depuis son individualisation au Crétacé, dériverait lentement vers le Nord. Pendant sa lente remontée, les territoires situés aux latitudes du Gabon et du Cameroun auraient été soumis à des variations climatiques depuis les climats secs connus actuellement plus au Sud jusqu'au climat équatorial d'aujourd'hui.

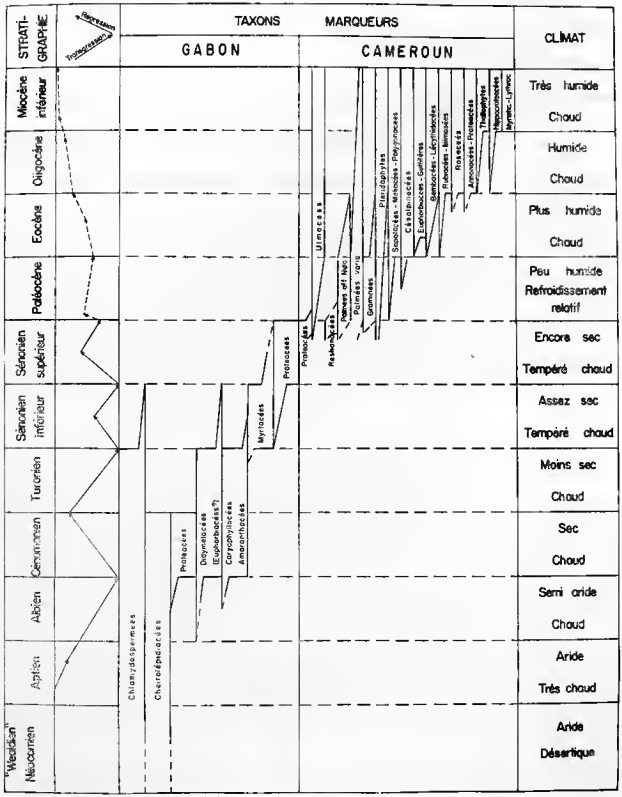
BIBLIOGRAPHIE

Boltenhagen, E. (1980). — Palynologie du Crétacé Supérieur du Gabon. Comité des travaux historiques et scientifiques. *Mém. sec. Sci.*, 7, 191 p., Bibliothèque Nationale, Paris.

Coulomb, J. (1969). — L'Expansion des Fonds Océaniques et la Dérive des Continents. « La Science vivante », P.U.F. 223 p. Paris.

Source : MNHN, Paris

CLIMAT CRÉTACÉ ET TERTIAIRE DU LITTORAL DE L'AFRIQUE EQUATORIALE



Source : MNHN, Paris

DOYLE, A., BIENS, P., DOERENKAMP, A., and JARDINE, S., (1977). — Angiosperm pollen from the pre-Albian Lower Cretaceous of Equatorial Africa. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 1, 2 : 451-473. Pau.

HAMMEN, van der, Th., (1961). — Upper Cretaceous and Tertiary climatic periodicities and their causes. *Ann. New York Acad. Sci.*, 95 : 440-448.

HESS, H. H., (1962). — History of ocean basins, 599-620 in Petrologic studies. A volume to honor A. F. Buddington. Geol. Soc. Am.

JARDINÉ, S., BIENS, P. et DOERENKAMP, A., (1974). — *Dicheiropollis etruscus*, un pollen caractéristique du Crétacé inférieur afro-sudaméricain. *Sci. Geol. Bull.*, 27, 1-2 : 87-100. Strasbourg.

SALARD-CHEBOLDAEFF, M., (1977). — Paléopalynologie du Bassin sédimentaire littoral du Cameroun, dans ses rapports avec la Stratigraphie et la Paléoécologie. Thèse d'État. Université Pierre et Marie Curie. Paris. Ronéotypé.

WEGENER, A., (1912). — « Die Entstehung der Kontinente », Petermanns Mitteilungen : 185-195, 253-256, 305-309.
(1937). — La genèse des continents et des océans. Traduction française par LERNER, A., 236 p.

Source : MNHN, Paris

PALYNOLOGICAL EVIDENCE FOR PALEOGENE CLIMATIC CHANGES

PAR

Jan Muller *

Résumé. — Durant le Paléogène la flore crétacée supérieure a été remplacée par la flore résolument moderne de l'Oligocène. A la limite Crétacé-Tertiaire les changements faunistiques et du phytoplancton ont été plus catastrophiques que le changement de la flore terrestre. Dans l'Eocène inférieur/moyen, la phase d'échauffement est indiquée par l'extension latitudinale des taxons tropicaux mégathermiques. L'événement terminal de l'Eocène est fondamentalement dû à une chute brutale de la température océanique et la végétation terrestre a fortement réagi au changement climatique résultant.

Summary. — During the Paleogene the upper Cretaceous flora has been replaced by an essentially modern Oligocene one. At the Cretaceous/Tertiary boundary faunal and phytoplankton changes appear to have been more catastrophic than change in the land flora. In the lower/middle Eocene evidence for a warm phase is indicated by latitudinal extension of megatherm tropical taxa. The terminal Eocene event is basically a marked drop in ocean temperature and the land flora has strongly reacted to the resulting climatic change.

The Paleogene is a period of ± 40 million years, which has witnessed the replacement of an upper cretaceous flora, containing many extinct plant groups, by one which had an essentially modern aspect.

The beginning of this period coincides with the Cretaceous/Tertiary (C/T) boundary, 65 million years ago and it is well known that complex global environmental changes have taken place, leading to mass extinctions in certain animal groups (Russell, 1976). Also the phytoplankton changes have been marked and, as Tappan (1968) was the first to point out, may provide an important clue to the nature of the climatic change at this juncture.

Palynologic evidence on changes in the land flora should be studied in continuous stratigraphic sequences in which the C/T boundary does not coincide with a facies change, but such sections are rare.

Germeraad et al. (1968) have described microfloral changes at top *Proteacidites dehaani* zone in northern South America, which boundary approximates the C/T limit and occurs in different facies. Their studies only revealed extinction of the genus *Buttinia*. *Proteacidites dehaani*, although an important local marker is actually close to certain recent Proteaceous pollen types.

In Central Africa, Boltenhagen (1976) and Salard (1977) have described a more complex change. Here, the genera *Auriculidites*, *Aquilapollenites*, *Translucentipollis*, *Andreisporis*, *Gabonisporis* and *Zlivisporites* disappear at the C/T boundary, but other cretaceous genera such as *Buttinia* get extinct at earlier levels.

In NW India, *Victorisporis* and *Aquilapollenites* appear not to have survived the C/T boundary, but in the remainder of the microflora no fundamental changes are obvious. In the Cauvery basin

* Rijksherbarium, Schelpenkade 6, Leiden, The Netherlands.

Source : MNHN, Paris

(S. India), the genera *Andreisporis, Coptospora, Cauverispora, Gabonisporis, Rouseisporites, Taurucosporites, Zlivisporites, Araucariacites* and *Classopollis* disappear at the same boundary. (VENKATACHALA & RAWAT, 1972; VENKATACHALA & RAWAT, 1973; VENKATACHALA and SHARMA, 1974).

It would appear that the changes at the C/T boundary in Central Africa and India have some features in common.

In Borneo, although the C/T boundary could not be studied in detail, a comparison of Sennian and Paleocene microflora showed virtually no extinction, but as in other tropical areas many new appearances of characteristic tertiary groups (MULLER, 1968).

At higher southern latitude in Australia, STOVER & EVANS (1973) have shown, that only one species of *Nothofagidites* disappears at the C/T boundary.

In Europe, as shown by KRUTZSCH (1957, 1966), the extinctions appear also limited and, with the exception of *Appendicisporites*, mainly at the specific level, as in the *Normapolles* group.

In North America, several diagrams have been published which show in detail the floral change at a faunistically well defined C/T boundary. In Montana, *Appendicisporites, Aquilapollenites* and *Wodehouseia* get extinct, but otherwise the changes do not appear to be more pronounced than preceding changes within the Cretaceous. The appearance of a typical tertiary flora above the C/T boundary is clearly indicated, however (NEWMAN, 1972). In a diagram from Wyoming, published by LEFFINGWELL (1971), the C/T transition coincides with a lithologic boundary. Nevertheless, it is clear that a group of types disappear from the area, although only *Aquilapollenites* and *Wodehouseia* become really extinct, while types like *Proteacidites* and *Gunnera* are known to continue in other areas. A number of spore types increase in frequency at the C/T boundary, suggesting occupancy of vacated niches in the vegetation. The group of characteristic tertiary triporate types, Juglandaceae, Taxodiaceae and Pinaceae also increase in frequency above the boundary.

The most detailed diagram is again from Montana (NORTON & HALL, 1969). Although also here the C/T boundary coincides with a formational boundary, it is of interest because it shows that the genera *Aquilapollenites* and *Wodehouseia* disappear from the record already below the boundary. At the C/T limit itself no clearcut extinctions are indicated, but the incoming of a transitional flora, preceding the typical tertiary elements, is clear. On the other hand, a large number of types do not appear to register any change at all.

A comparison with a diagram from the southeastern United States (Kentucky), published by TSCHUDY (1971) shows a different type of floral change. *Aquilapollenites* and *Wodehouseia* are absent in the Cretaceous here, but certain types of coniferous pollen like *Araucariacites, Rugubivesiculites, Eucommiidites* and the spore genus *Zlivisporites* disappear at the C/T boundary. The *Normapolles* group continues, however, with minor extinctions mainly at the specific level. The incoming of the typical tertiary flora again is the most obvious microfloral change.

One of these tertiary groups consists of the *Momipites — Carya — Platycarya* complex, which FREDERIKSEN & CRISTOPHER (1978) demonstrated to have its roots already in the Cretaceous, as far down as the Santonian. Its major evolutionary diversification, however, occurs at the C/T transition, followed by major extinctions at the Paleocene/Eocene boundary.

Summarizing, it would appear that in many areas changes in terrestrial vegetation were limited. Although extinctions are recorded, they are generally overshadowed by changes which were either due to local edaphic or climatic causes and by the evolutionary diversification of new groups of plants.

As to the nature of the environmental changes at the C/T boundary, the palynological record is not clear and this is mainly due to uncertainties in the identifications of the taxa involved. In North America a slight cooling has been postulated and also KRUTZSCH (1967) has indicated this for Central Europe. Palaeotemperature curves, covering this interval are not very detailed, but the data published by DOUGLAS & SAVIN (1973), appear to indicate a shortlived decrease.

Much more fundamental appears a change in O_2/CO_2 balance caused by a decrease in phytoplankton productivity, as first argued by TAPPAN (1968), and later supported by WORSLEY (1974) on direct evidence from deep sea drilling. In this theory, severe nutrient depletion in the oceans, because of base-levelled continents, accompanied by a change in carbonate compensation depth, were the primary cause for oxygen depletion in the atmosphere. The effect of this on animal groups in ecolo-

Source : MNHN, Paris

gically sensitive positions could be profound while, as Tappan stressed, terrestrial floras could, in contrast, be stimulated. This is exactly what the palynological evidence appears to indicate.

In the succeeding Paleocene, the palynologic record provides few indications for global climatic change, but in the lower Eocene evidence for a warmer period is found, especially at higher latitudes. This climatic event can best be studied by tracing the latitudinal extension of megatherm plants. Van Steenis (1962) has defined as megatherm those taxa which are at present restricted to a tropical lowland climate. It is of importance to keep this group separate from tropical taxa which grow both in the lowlands and the montane regions at higher altitudes. The latter group, because of some degree of cold resitance, are more liable to extend their range to higher latitudes at minor changes in climate.

In the palyuo-stratigraphic and palaeobotanical literature this difference is often not taken into account.

The present discussion will, furthermore, be restricted to a few key taxa which can be reliably identified with living plants. Still, the chances remain that, since the Eocene, the thermoecology of the taxon has changed, either by adaptation or by extinction of sensitive species. Direct evidence based on a relation between a pollen character and climate, such as has been demonstrated by Lobreau-Callen (1975) for *Ilex* would be valuable in this connection.

Nypa (Fig. 1).

The fossil distribution of this truly megatherm palm genus, today restricted to the litoral environment of SE Asia between 25° N and 20° S, is possibly the best indicator of a warm period, since it is recorded both by pollen and fruits (Tralau, 1964). For the lower Eocene, the diagram shows a marked extension to higher latitudes, significantly both in N and S direction. Corrected for palaeolatitude this would be an extension to 40° N (London clay) and 60° S (South Australia). This marked discrepancy suggests that, either the palaeolatitude of the London clay was close to the present day one, or, more likely that the position of Australia in the lower Eocene has not been as far south as indicated by geophysical evidence.

In the middle Eocene already, a reduced latitudinal range becomes noticeable, while at the end of the Eocene *Nypa* disappears entirely from its Atlantic range. While the latitudinal restriction may have been mainly a temperature effect, the longitudinal restriction was most likely due to a change in rainfall regime towards increased seasonality.

Calamus type (Fig. 2).

This group of palms, discussed recently by Muller (1980), has at present a tropical distribution, but, in contrast to *Nypa* it also thrives in montane areas up to 1 200 m and is therefore not truly megatherm. This explains the rather different fossil distribution. It is already present in the Paleocene of Europe and remains as late as the Miocene, while it does not react to the lower Eocene warm phase.

Barringtonia type (Fig. 3).

Most species of the genus *Barringtonia* and related genera with the same pollen type, occur in lowland tropical areas in SE Asia and only a few may occasionally reach altitudes up to 1 500-2 000 m. Since coastal species are most likely to enter the fossil record, the group may be considered largely megatherm. It is now of great interest that Konzalova (1980) has recorded this pollen type from the Bohemian Eocene and its occurrence in Central Europe, over an apparently very brief interval, most probably is a result of the warm phase starting in the lower Eocene. It appears likely that the coastal species *B. asiatica*, to which the fossil pollen found by Konzalova is very similar, has been able to follow the same coastal migration path as followed, more rapidly, by Nypa. It also may have persisted longer than *Nypa*, since Oligocene macrofossils have been reported by Rasky (1959) from Hungary. Wolfe (1977) has recorded leaf remains assigned by him to the genus at 60° N in Alaska. Until this curious record has been confirmed by a pollen record, identification must be considered doubtful.

Source : MNHN, Paris

Bombax type (Fig. 4).

KRUTZSCH (1970) has already drawn attention to the stratigraphic distribution of bombacaceous (or sterculiaceous) pollen types and the latitudinal extension of the *Bombax* type s.str., covering the truly bombacaceous grains, shows that at present these largely represent megatherm taxa. However, some species of the genus *Bombax* may occur as high as 2 000 m. Nevertheless in its fossil latitudinal range the *Bombax* type does record the warm phase in lower and middle Eocene of Europe.

Anacolosa type (Fig. 5).

This group, of olacaceous genera, including *Anacolosa*, *Cathedra* and *Ptychopetalum*, although at present confined to the tropics, is also not truly megatherm, since some species of *Anacolosa* may occur up to 1 000 m altitude. In consequence of this, its past latitudinal distribution shows only a generalized response to the Eocene warm phase, but it does not survive as long in Europe as the *Calamus* type. It resembles *Nypa* in the symmetrical extension north and south of the equator in the Eocene. Its early occurrence in the Paleocene of South Australia, before *Nypa*, is remarkable.

Iodes type (Fig. 6).

The fossil genus *Compositiopollenites* probably may represent several icacinaceous genera (*Iodes*, *Rhyticaryum*, *Miguelia*, *Phytocrene* or *Sarcostigma*, cf. GRUAS-CAVAGNETTO, 1977). While mainly tropical in recent distribution, they may range up to 2 500 m altitude and also this group cannot therefore be considered as a megatherm one. This is again reflected in its past latitudinal extension in Europe, where it has been recorded at $\pm$ 40° N in both Paleocene and Eocene, disappearing only at the Eocene/Oligocene boundary.

These data show that only an exclusively megatherm taxon like *Nypa* most accurately indicates the relatively short phase of maximum warmth in the lower Eocene and that it already had retreated in the course of the middle Eocene. Other tropical taxa survived longer at higher latitudes, probably depending on the extent to which they were pre-adapted to cooler temperatures because of their occurrence in tropical montane habitats and also, of course, depending on competition with the dominant subtropical elements in the vegetation of this period.

In this connection, it should be stressed that a high latitude warm climate, like present in the lower Eocene of Europe, must have been seasonal and is not really directly comparable with any tropical climate type of today (cf. DALEY, 1972 ; MULLER, 1974).

It is of course also of interest to determine whether in the Eocene tropical zone itself any distinct climatic change occurred, contemporaneous with the warm phase so clearly detected at higher latitudes.

In northern South America, well marked changes occur in the Eocene microflora, but grass pollen which could indicate a seasonal climate, plays only a very subordinate role and the interpretation of the floral changes is much hampered by the fact that some of the dominant types cannot yet be identified with living taxa (GERMERAAD et al., 1968).

VAN DER HAMMEN (1964) has postulated cyclic climatic change in this area, on the basis of shifts in the % ratios of a restricted number of pollen types. The principal indicator type would be *Monocolpites medius* a palm pollen type which comprises several different genera of palms.

This type and others, like *Monocolpites franciscoi* (*Mauritia* type), *Proxapertites* and several fern spore types are probably reacting more to local change than to climatic influences. It is therefore considered likely that any regular recurrence of cyclic changes in the ratio between these types is mainly related to trans- and regressions caused by orogenic movements in the hinterland.

In Cameroon (Africa), SALARD (1977) has found evidence for a relatively dry climate with abundant grass pollen lasting the Eocene. The limited amount of samples available to her does not permit the detection of any short term climatic change, however.

In Egypt, KENYES (1971) also has found interesting maxima in grass pollen in the lower and upper Eocene, suggesting some degree of aridity for this area also.

Source : MNHN, Paris

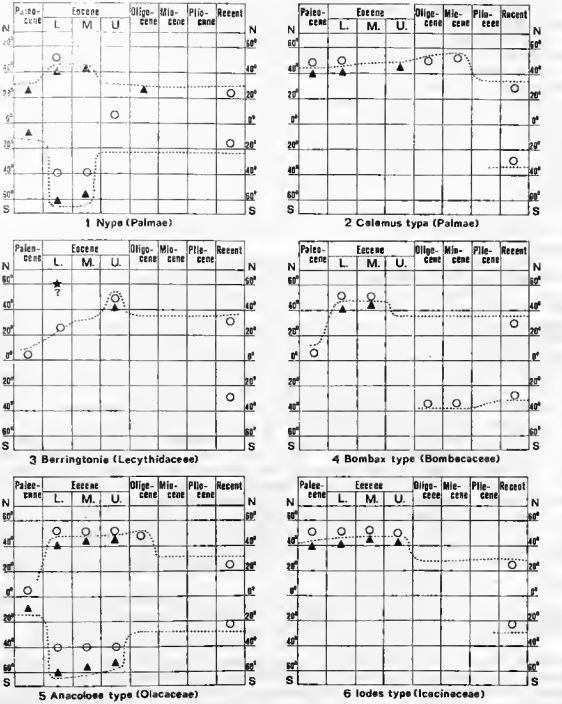


FIG. 1-6. — Latitudinal distribution of pollen types indicative of a warm climate.

Source : MNHN, Paris

The Eocene flora's of India are quite different from the South American and African ones and are characterized by dominance of a few pollen types only. Of these, Caesalpiniaceous types and stephanocolpate ones comparable to *Ctenolophon* (Ctetolophonaceae) are the most remarkable ones. They suggest vegetation types of which no modern equivalents are known, making it hardly possible to draw any interferences in climatic conditions. Moreover, the change in latitude experienced by the Deccan peninsula, as indicated by geophysical evidence, forms an additional complication.

In Australia, in contrast, most of the Eocene pollen types appear to represent plants still living on the continent or nearby. The warm phase in the lower — middle Eocene is clearly indicated by palynological evidence, although, as already mentioned, difficult to reconcile with the palaeolatitude. After this period northward drift of the continent caused expansion of the arid zone (BEARD, 1977) and recently KEMP (1976) has found direct confirmation by the discovery of a middle Eocene microflora from the centre of Australia, characterized by pollen of Cyperaceae, Restionaceae, Myrtaceae, *Casuarina* and Proteaceae and, significantly, by very few fern spores, pointing to a certain degree of aridity. Of most interest in this microflora, however, is the local dominance of *Callitris* pollen, which must have been derived from dry sclerophyl forest, indicating seasonal aridity.

Presumably, the disappearance from South Australia of some of the tropical taxa like *Nypa* and *Anacolosa* was mainly due to this movement into a more arid climatic belt and not to drecreased temperature.

While formerly attempts at explanation of the warm period in the Eocene were based on present day continental position (cf. SMILEY, 1974), nowadays geophysical evidence forms the main key towards this goal. This evidence is twofold. Firstly, palaeotemperature curves have shown direct information on the magnitude and timing of the warm phase (SHACKLETON & KENNETT, 1975) and it is clear that at least the maximum in the lower Eocene fits the paleobotanical evidence remarkably well. A second, minor maximum in the middle Eocene may be confirmed by more detailed palynological studies such as are in progress in Europe. Secondly, the paleogeographic reconstructions have made possible the development of a climatic model (KENNETT, 1977; KEMP, 1978), in which the circulation pattern of the southern ocean was markedly different from the present day one and which clearly was capable of amplifying a warm phase, especially along the coasts of western Europe and northwestern America. The temperature gradient also was less steep in the Eocene than it is at present.

At the end of the Eocene remarkable floral changes occur again. KRUTZSCH (1967) and recently HOCHULI (1978), on palynological evidence, have already drawn attention to the increase of Arctotertiary elements in Central Europe, indicating a drop in temperature and, for North America, WOLFE (1977, 1978) has emphasized, on the basis of leaf physiognomy, that a sudden cooling took place at the Eocene/Oligocene transition, designated by him the "terminal Eocene event". The latest palaeotemperature curves covering this interval, allow the pinpointing of this event with surprising accuracy. KENNET (1977) even has made probable that it occurred within 100.000 years and caused widespread glacial conditions in Antarctica. The basic cause appears to have been the opening, towards the end of the Eocene, of the passage between Australia and Antarctica which allowed deep ocean circulation (KENNETT, 1977; KEMP, 1978).

Apart from the increase in temperate elements at higher latitudes, many other microfloral changes appear to have been indirectly related to this terminal Eocene cooling and to the following further drops in temperature which occurred in the succeeding Oligocene.

In northern South America, the palynologic boundary between the *Verrucatosporites usmensis* zone and the *Magnastriatites howardi* zone, which approximately coincides with the Eocene/Oligocene boundary, is in many ways a significant one. To mention only a few changes: *Nypa* disappears from this area and *Rhizophora* becomes the dominant mangrove element. *Ceratopteris* spores also start occurring regularly at this boundary, while several dominant Eocene types decrease in frequency or disappear.

In Africa, SALARD (1977) records a decrease in palms and an increase in rainforest elements at this boundary, which may be connected with a northwards movement of the continent.

Also for India major changes in the palynoflora are indicated at this transition (cf. MULLER, 1974).

Source : MNHN, Paris

In general, the tropical belt shows a distinct modernization of the flora at the Eocene/Oligocene boundary and it could be argued that this change is more significant than the changes occurring at the Oligocene/Miocene boundary, which forms the classical limit between Paleogene and Neogene.

Only in Australia no major change is indicated at the Eocene/Oligocene transition. Rather, a gradual change occurs, which was probably mainly in response to changes in rainfall pattern towards increased aridity, caused by the continuing northward drift of the continent.

Although it would appear that the major climatic changes towards the end of the Paleogene had as basic cause a change in ocean circulation and a subsequent cooling of the atmosphere, Tappan (1968) has indicated that phytoplankton production also decreased in the Oligocene, albeit not as strongly as at the C/T boundary. The widespread evolutionary diversification of what is essentially a modern flora at the end of the Paleogene, may thus very well been triggered by a more complex chain of climatic change than a cooling alone.

BIBLIOGRAPHIE

Beard, J. S. (1977). — Tertiary evolution of the Australian flora in the light of latitudinal movements of the continents. *Journ. Biogeogr.*, 4 : 111-118.

Boltenhagen, E. (1976). — La microflore Senonienne du Gabon. *Revue Micropal.*, 18 : 191-199.

Daley, B. (1972). — Some problems concerning the early Tertiary climate of southern Britain. *Palaeogeogr. Palaeoclim., Palaeoec.*, 11 : 177-190.

Douglas, R. G., & S. M. Savin. (1973). — Oxygen and carbon isotope analyses of cretaceous and tertiary foraminifera from the central north Pacific. Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Leg. 17 : 591-605.

Frederiksen, N. O. & R. A. Christopher (1978). — Taxonomy and biostratigraphy of late cretaceous and paleogenc triatriate pollen from South Carolina. *Palynology*, 2 : 113-145.

Germeraad, J. H., Hopping, C. A., & J. Muller (1968). — Tertiary floras from tropical areas. *Review Palaeob. Palynol.*, 6 : 189-348.

Gruas-Cavagnetto, C. (1977). — Étude palynologique de l'Éocène du bassin Anglo-Parisien. *Mém. Soc. Géol. France*, 131 : 1-64.

Hammen, T. van der, (1964). — Paläoklima, Stratigraphie und Evolution. *Geol. Rundschau*, 54 : 428-441.

Hochuli, P. A. (1978). — Palynologische Untersuchungen im Oligozän und Untermiozän der Zentralen und Westlichen Paratethys. *Beitr. Paläontol. Österreich*, 4 : 1-132.

Kedves, M. (1974). — Présence de types sporomorphes importants dans les sédiments préquaternaires Égyptiens. *Acta Bot. Acad. Sc. Hung.*, 17 : 371-378.

Kemp, E. M. (1976). — Early tertiary pollen from Napperby, central Australia. *BMR J. Austr. Geol. Geophys.*, 1 : 109-114.

—, (1978). — Tertiary climatic evolution and vegetation history in the Southeast Indian ocean region. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 24 : 169-208.

Kennett, J. P., (1977). — Cenozoic evolutiou of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journ. geophys. res.*, 27 : 3843-3860.

Konzalova, M., (1980). — Lecythidaceae-pollen of the Planchonia type in the Bohemian volcanic formation (Tertiary of Bohemia). *Pollen et Spores*, 22, 1 : 59-66.

Krutzsch, W. (1957). — Sporen und Pollengruppen aus der Oberkreide und dem Tertiär Mitteleuropas und ihre stratigraphische Verteilung. *Zeitschr. Angew Geol.*, 11/12 : 509-548.

—, (1966). — Die sporenstratigraphische Gliederung des älteren Tertiär im nördlichen Mitteleuropa (Paläozän-Mitteloligozän). Methodische Grundlagen und gegenwärtiger Stand der Untersuchungen. *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, 8 : 112-149.

Source : MNHN, Paris

—, (1967). — Der Florenwechsel im Alttertiär Mittel Europas auf Grund von sporenpalaontologischen Untersuchungen. *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, 10 : 17-37.

—, (1970). — Einige neue Pollenformen aus den Familien der Tiliaceen, Bombacaceen und Sterculiaceen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär, *Jb. Geol.*, 3 : 275-307.

Leffingwell, H. A. (1971). — Palynology of the Lance (late Cretaceous) and Fort Union (Palaeocene) Formations of the type Lance area, Wyoming. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 127 : 1-64.

Lobreau-Callen, D. (1975). — Les variations dimensionelles du pollen du genre *Ilex* (Aquifoliaceae) et leurs rapports avec le climat. *Bull. Soc. Bot. France*, 122 : 179-200.

Muller, J. (1968). — Palynology of the Pedawan and Plateau Sandstone formations (Cretaceous-Eocene) in Sarawak, Malaysia. *Micropaleont.*, 14 : 1-37.

—, (1974). — A comparison of southeast Asian with European fossil Angiosperm pollen floras. In : Symp. Origin Phytogeogr. Ang., Birbal Sahni Inst. : 49-56.

—, (1980). — Reflections on fossil palm pollen. Proc. IVth Int. Palynol. Conf., Lucknow : 568-578.

Newman, K. R. (1972). — A review of Jurassic, Cretaceous and Palaeocene stratigraphic palynology in Montana. 21st Annual Field Confer. Montana Geol. Soc. : 81-84.

Norton, N. J., & J. W. Hall. (1969). — Palynology of the upper Cretaceous and lower Tertiary in the type locality of the Hell Creek Formation, Montana, U.S.A. *Palaeontographica*, 125b : 1-62.

Rasky, K. (1959). — The fossil flora of Ipolytarnac. *J. Paleont*, 33 : 453-461.

Russell, D. A. (1976). — The biotic crisis at the end of the Cretaceous period. *Syllogeus*, 12 : 11-24.

Salard-Cheboldaeff, M. (1977). — Palèopalynologie du bassin sédimentaire littoral du Cameroun dans ses rapports avec la stratigraphie et la paléoécologie. Thèse, Paris.

Shackleton, N. J. & J. P. Kennett. (1975). — Palaeotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic Glaciation : Oxygen and Carbon isotope analyses in DSDP sites. 277, 279 and 281. Initial reports of the Deep Sea Drilling Project leg. 29 : 743-755.

Smiley, C. J. (1974). — Analysis of crustal relative stability from some late Palaeozoic and Mesozoic floral records. *Am. Ass. Petr. Geol. Memoir.*, 23 : 331-360.

Steenis, C. G. G. J. van. (1962). — The land-bridge theory in botany. *Blumea*, XI : 235-542.

Stover, L. E. & P. R. Evans. (1973). — Upper Cretaceous-Eocene spore-pollen zonation, offshore Gippsland basin, Australia. *Spec. Publ. Geol. Soc. Austr.*, 4 : 55-72.

—, Stover. L. E. & A. D. Partridge. (1973). — Tertiary and late Cretaceous spores and pollen from the Gippsland basin, southeastern Australia. *Proc. Roy. Soc. Vict.*, 85 : 237-286.

Tappan, H. (1968). — Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 4 : 187-210.

Tralau, H. (1964). — The genus Nypa Van Wurmb. *Kgla. Svenska Vetenskap. Akad. Handl.*, 10 : 1-29.

Tschudy, R. H. (1971). — Palynology of the Cretaceous-Tertiary boundary in the northern Rocky Mountain and Mississippi Embayment regions. *Spec. Pap. Geol. Soc. Am.*, 127 : 65-111.

Venkatachala, B. S. & M. S. Rawat. (1972). — Palynology of the Tertiary sediments in the Cauvery basin 1. Palaeocene-Eocene palynoflora from the sub-surface. Proc. Semin. Palaeopalynol. Indian Stratigr., Calcutta : 292-334.

—, (1973). — Palynology of the Tertiary sediments in the Cauvery basin. 2 Oligocene-Miocene palynoflora from the subsurface. *Palaeobotanist*, 20 : 238-263.

—, & K. D. Sharma. (1974). — Palynology of the Cretaceous sediments from the subsurface of Vridhachalam area, Cauvery basin. *Geophytology*, 4 : 153-182.

Wolfe, J. A. (1977). — Palaeogene floras from the Gulf of Alaska region. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper.*, 997 : 1-108.

—, (1978). — A palaeobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist*, 61 : 694-703.

Worsley, T. (1974). — The Cretaceous-Tertiary boundary event in the ocean. In : W. W. Hay (ed.), Studies in Palaeo-Oceanography. S.E.P.M. Spec. Publ., 20 : 94-125.

Source : MNHN, Paris

ÉVOLUTION DE LA FLORE ET VARIATIONS CLIMATIQUES DANS LES BASSINS D'EUROPE OCCIDENTALE AU PALÉOGÈNE

PAR

J. J. CHATEAUNEUF *

Résumé. — La reconstitution des paléoclimats fait appel à des méthodes variées parmi lesquelles l'interprétation des paléoflores est une des plus anciennes. Malgré les critiques dont elle a fait l'objet de tous temps au sujet des relations entre les modèles anciens et actuels, les problèmes de conservation sélective, d'adaptation, de migration ou d'extinction, elle reste une des méthodes les plus fiables dans l'appréciation des climats anciens continentaux. Les interprétations, relativement dispersées en raison du nombre réduit de gisements fossilifères, ont été renforcées par les analyses palynologiques communes dans la plupart des formations du Paléogène. C'est ainsi que les données de E. M. REID, M. E. J. CHANDLER, D. H. MAI ou M. SCHWARZBACH, déjà très précises, ont été complétées par les analyses palynologiques de W. KRUTZSCH et E. ROCHE dans le Tertiaire inférieur de l'Europe. Plus récemment, les travaux d'inventaire détaillé de la microflore du Bassin de Paris (C. GRUAS-CAVAGNETTO et J. J. CHATEAUNEUF) ont permis de dresser une image complète de l'évolution climatique au cours du Paléogène. Le climat relativement tempéré du Paléocène inférieur fait place au cours du Thanétien supérieur à un climat subtropical puis tropical au cours de l'Eocène inférieur. L'optimum de température se place au Cuisien supérieur avec le fort développement du palmier *Nypa* et des *Bombacaceae*. Durant le Lutétien et au cours du Ludien, l'apparition de saisons sèches introduit une composante climatique qui a des répercussions sensibles sur la flore. Au sommet du Lutétien et au cours du Ludien, cette tendance s'accentue et coïncide avec le dépôt des argiles fibreuses, et des évaporites. La limite Eocène-Oligocène est marquée par une dégradation climatique importante. Au cours de l'Oligocène une légère remontée de la température est suivie par une nouvelle baisse de la température qui culmine au sein de l'Oligocène supérieur, précédant le réchauffement aquitanien. Ces résultats basés sur l'analyse de la flore sont en parfaite concordance avec les arguments tirés de l'évolution des faunes, de la nature des sédiments ou des analyses isotopiques.

Summary. — The reconstitution of the palaeoclimates makes a call on different methods, among which, palaeoflora interpretation is one of the oldest. In spite of the criticism it has always received on the question of the relationships between the former and present models, the problems of selective conservation, adaptation, migration, or extinction, it remains one of the most reliable methods in the appreciation of the former continental climates. The interpretations, which are rather scattered, due to the small number of fossiliferous deposits, have been backed up by the palynological analyses common in most of the Palaeogene formations. In this way, the already very exact data of E. M. REID, M. E. J. CHANDLER, D. H. MAI, or M. SCHWARZBACH, have been completed by the palynological analyses of W. KRUTZSCH and E. ROCHE in the Lower Tertiary of Europe. More recently, the detailed inventory work on the microflora of the Paris Basin (C. GRUAS CAVAGNETTO and J. J. CHATEAUNEUF) made it possible to get a complete picture of the climatic evolution during the Palaeogene. The relatively temperate climate of the Lower Palaeocene gives place, during the Upper Thanetian, to a sub-tropical, then tropical climate, during the Lower Eocene. The maximum temperatures are found in the Upper Cuisian, with a strong development of the *Nypa* palm and *Bombacaceae*. During the Lutetian and Ludian, dry seasons appear, bringing a climatic element with clear repercussions on the flora. At the top of the Lutetian, and during the Ludian, this tendency becomes more pronounced, and coincides with the deposition of the fibrous clays and evaporites. The Eocene — Oligocene limit is marked by an important climatic degradation. During the Oligocene, a slight temperature rise is followed by a new drop, at its lowest in the heart of the Upper Oligocene, before the Aquitanian re-warming. These results, based on flora analysis, agree exactly with the arguments drawn from the fauna evolution, the nature of the sediments, and the isotopic measurements.

* Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Département Géologie, BP 6009 45060 Orléans cedex.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La reconstitution des climats anciens fait appel à des méthodes variées : physico-chimie, sédimentologie ou paléontologie, dont les données sont le plus souvent complémentaires. La plupart des interprétations sont basées sur la comparaison des données géologiques avec les phénomènes actuels et admettent que les effets constatés ont les mêmes causes. Ce postulat qui semble n'avoir que des implications mineures lorsqu'il s'agit des méthodes isotopiques par exemple (rapports $O_{18}//O_{16}$ ou C_{13}/C_{14}) est beaucoup plus discutable lorsqu'on l'applique aux approches de type naturaliste : analyse des sédiments, des faunes ou des flores. Il n'est pas certain en effet que les modèles actuels de sédimentation soient transposables aux bassins continentaux ou océaniques anciens en raison des profondes modifications qu'ont subies les blocs continentaux depuis le Permien. D'autre part, ce serait nier tout phénomène d'adaptation et en fin de compte d'évolution que de comparer les faunes et les flores anciennes à leurs homologues actuelles (souvent éloignées), en leur attribuant des conditions de vie identiques. L'approche véritable des climats anciens est donc obligatoirement pluridisciplinaire et passe par la confrontation de toutes ces méthodes, qu'elles s'appliquent à la détermination des climats océaniques ou des climats continentaux.

L'utilisation des plantes fossiles est une des méthodes les plus anciennes de reconstitution des climats. Elle est basée sur la comparaison des macrorestes avec les formes correspondantes actuelles et avec leur distribution par rapport aux zones climatiques. Dès le début du XIX^e^ siècle, A. Brongniart (1828-1837) avait insisté sur les différences fondamentales entre les associations fossiles et les communautés actuelles. Il mettait en évidence, en outre, le rôle primordial de la flore dans les reconstitutions géologiques en raison de sa position relativement fixe par rapport aux surfaces continentales. Vers la fin du XIX^e^ siècle, O. Heer puis G. de Saporta arrivaient aux premières conclusions paléoclimatologiques par l'étude détaillée des caractéristiques des flores tertiaires : composition des assemblages, proportions de plantes ligneuses, taille, texture et nature de la partie marginale des feuilles. Au cours du XX^e^ siècle, des méthodes plus rigoureuses et pleines de promesses telles le paléomagnétisme ou les analyses isotopiques ont fait passer au second plan cette analyse des flores. Mais le développement récent de la palynologie a suscité un regain d'intérêt en raison du vaste champ d'investigation tant stratigraphique que géographique que cette discipline était susceptible d'embrasser.

A. — Données de la flore

A. 1. *Macroflores.*

Les premières études sérieuses d'interprétation climatique à partir de macrorestes sont celles de E. M. Reid et M. E. J. Chandler (1933) sur la flore du London Clay essentiellement conservées sous forme de fruits et de graines. La plus grande partie des familles et des genres (80 %) sont comparées à des formes actuelles vivant dans la zone tropicale.

Ce conclusions ont été vivement critiquées à l'époque mais l'attribution de plus de 70 % des taxons à la flore indo-malaisienne ne laisse planer aucun doute quant à l'affinité tropicale de cette flore. D'autre part, l'analyse des pourcentages d'espèces arborescentes ou ligneuses au cours de l'Éocène et de l'Oligocène dans le Sud de l'Angleterre et dans le Hampshire amenait les auteurs à la même conclusion. La décroissance des espèces ligneuses au cours du Tertiaire est compensée par une augmentation corrélative des espèces tempérées de large répartition (Fig. 1). Les données de E. M. Reid et M. E. J. Chandler ont été regroupées par E. Dorf (1963) sous forme de courbe et comparées à celles de la flore de l'Ouest des États-Unis (E. Dorf, 1955) (Fig. 2). Les différences de températures pour ces deux régions situées approximativement à la même latitude sont expliquées par la présence d'un courant chaud sur les côtes orientales de l'Atlantique.

En Haut Lusace, les études très approfondies de D. H. Mai (1964) sur les flores à *Mastixiaceae*

Source : MNHN, Paris

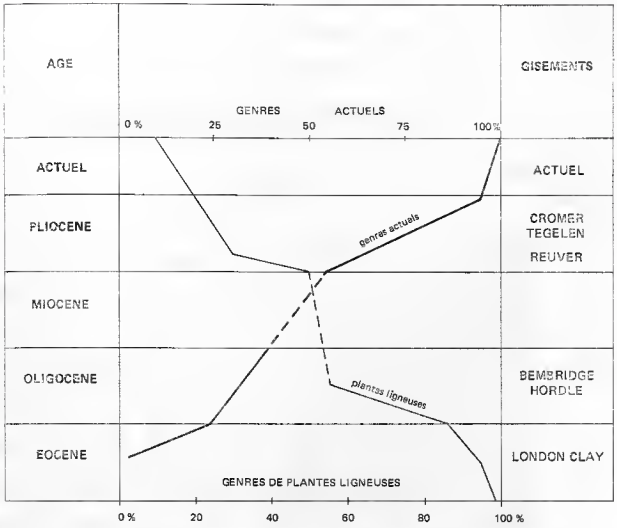


Fig. 1 : Comparaison entre les pourcentages des genres de plantes ligneuses et des genres actuels dans quelques gisements tertiaires du N.W. de l'Europe
(d'après données de E.M. REID et M.E.J. CHANDLER 1933)

Source : MNHN, Paris

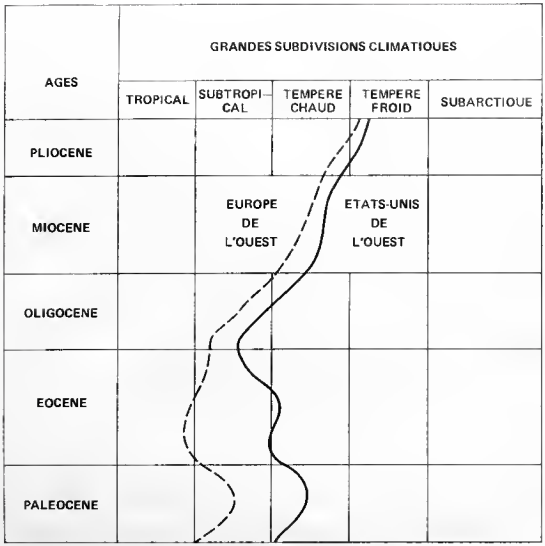


Fig. 2 : Courbes d'évolution des régimes climatiques en Europe de l'Ouest et dans l'Ouest des Etats-Unis au cours du Tertiaire
(d'après les données de E.M. REID et M.E.J. CHANDLER 1933 et E. DORF 1955)

Source : MNHN, Paris

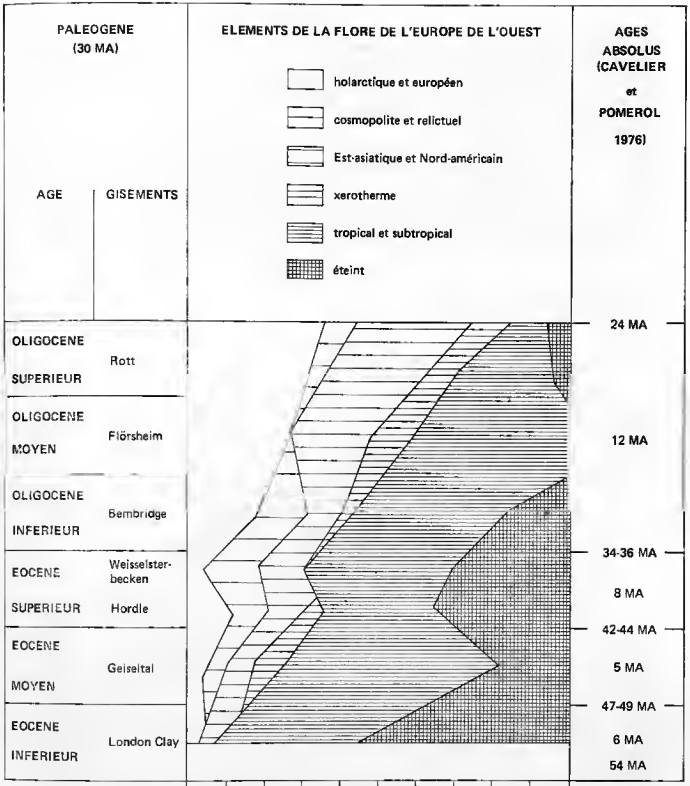


Fig. 3 : Evolution de la végétation en Europe de l'Ouest au Paléogène (d'après D.H. MAI 1964)

Source : MNHN, Paris

aboutissent au groupement des divers éléments associés en catégories : hygromegathermie, hygromesothermie, eurasiatique, panholarctique..., dont les exigences de températures et de précipitations annuelles avoisinent 20 à 23° C et 1 300 à 2 000 mm d'eau.

L'analyse de l'évolution de ces groupements phytogéographiques appliquée à quelques gisements-types d'Europe s'échelonnant de l'Éocène inférieur à l'Oligocène supérieur (Fig. 3) montre une décroissance de l'élément tropical et subtropical au profit de l'élément holartique et européen, surtout à partir de l'Oligocène inférieur.

De son côté, M. Schwarzbach (1968) dans son analyse du climat du Tertiaire rhénan met en doute les valeurs avancées par D. H. Mai et fournit une liste des taxons analysés par cet auteur avec leur extension dans les zones subtropicales et tempérées. Les arguments qu'il avance sont basés sur les proportions de feuilles entières au sein des flores ligneuses déterminées (Fig. 4), les exigences climatiques de *Sequoia sempervirens*, commun dans les paléoflores d'Europe, la direction des vents et les arguments lithologiques. Ses conclusions aboutissent pour les lignites rhénans à la définition d'un climat subtropical à tempéré de 16 à 18°C de moyenne annuelle de température et de 1.000 mm de pré-

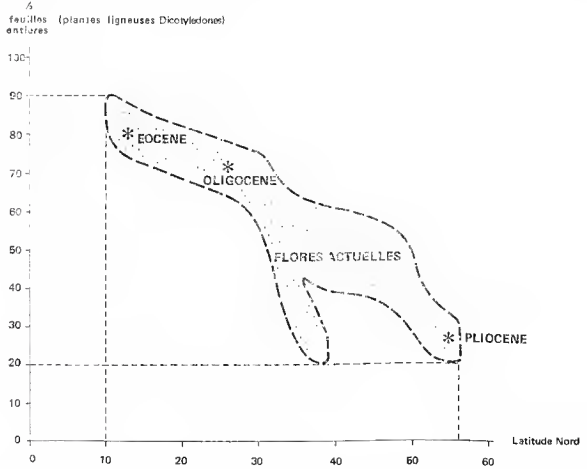


Fig. 4 : Comparaison des pourcentages de feuilles entières entre les flores du Cénozoïque et les flores actuelles à différentes latitudes

(d'après M. SCHWARZBACH 1968)

Source : MNHN, Paris

cipitations. La baisse de température au cours du Tertiaire qui semble générale est de l'ordre de 8 à 10° depuis l'Éocène jusqu'au Miocène inférieur (Fig. 5).

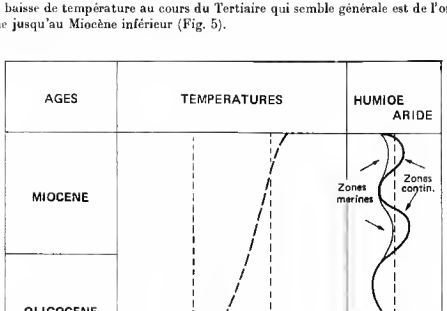


fig. 5 : Variations climatiques au Tertiaire dans l'Europe de l'Ouest (d'après M. SCHWARZBACH 1968)

A. 2. *Microflores.*

— Les inventaires palynologiques des séries paléogènes en Europe, généralement plus récents que les études paléobotaniques, sont venus confirmer les données climatiques établies sur la base des macrorestes. Cependant les interprétations sérieuses n'ont pu débuter qu'après le développement des analyses du pollen des végétaux actuels, et en particulier des flores tropicales d'Afrique, d'Asie ou d'Amérique. La plupart des auteurs sont d'accord pour évoquer un climat chaud tropical à subtropical, tel que celui qui règne en Floride ou dans le Sud-Est de l'Asie. Les palynologistes ont également remarqué les distorsions importantes qui existent entre les listes de macrorestes et les inventaires palynologiques, pour les mêmes gisements. Les exemples sont nombreux dans l'Éocène et l'Oligocène du Hampshire, du Bassin de Paris ou de Celas (C. GRUAS-CAVAGNETTO, 1977). La destruction sélective lors de la fossilisation de certains pollens fragiles peut expliquer en partie ce phénomène. Le paléoenvironnement de dépôt ou le biotope peuvent expliquer le reste, en particulier pour les listes établies à partir de restes foliaires. En effet, les associations de macrorestes présentent très souvent un caractère humide ou palustre, très local, qui résulte d'une fossilisation sur place et d'un piégeage rapide dans

Source : MNHN, Paris

des sédiments fins en milieu réducteur. Les pollens donnent une image plus globale de la végétation du bassin versant en raison de leur facilité de transport par les agents atmosphériques.

Sur le plan de la finesse des déterminations et des comparaisons avec la flore actuelle, les macrorestes sont beaucoup plus précis (en particulier pour ce qui est des restes de fruits ou de feuilles). Les rapprochements au niveau spécifique ne sont pas rares, du moins pour certaines familles. Ceci est beaucoup plus difficile pour le pollen, organe pour lequel la variabilité des caractères morphologiques au sein d'un genre ou d'une famille est très grande. Le niveau de comparaison avec la flore actuelle le plus souvent atteint est celui de la famille ou du genre. L'étude conjointe des macrorestes et des pollens ou spores est donc nécessaire pour reconnaître le contenu floristique global d'un gisement.

— Les interprétations paléoclimatologiques précises à partir des pollens sont relativement rares et n'ont été établies que pour des séries très riches en microflore et parfaitement connues du point de vue paléobotanique. Les premiers essais sont ceux de W. Krutzsch. Ils ont été synthétisés dans deux notes, l'une de 1967, l'autre de 1976 pour le Paléogène.

Les variations climatiques des trois éléments floristiques principaux (Normapolles — paléotropical éocène et arcto-tertiaire) sont schématisées sous forme de courbe pour l'ensemble du Paléogène à partir des « images » sporopolliniques (« Bilder »). L'auteur aboutit à cinq grands ensembles climatiques correspondant à trois minima de température séparés par deux périodes plus chaudes. La base du Paléocène est marquée par une baisse de température coïncidant avec l'apparition des premiers éléments tempérés (*Alnus, Betula, Ulmus*...). Le Paléocène moyen est caractérisé par une flore chaude à Normapolles. Vers le sommet de cet étage, l'avancée des éléments arcto-tertiaires est interprétée par W. Krutzsch comme une diminution de la température. Cependant, l'apparition des éléments « *tilioides* » et « *caryoides* » pourrait être également interprétée comme le début de la grande phase humide de la base de l'Éocène, ce qui expliquerait l'absence de cette fluctuation climatique dans le Bassin de Paris. Durant l'Éocène, l'élément paléotropical connaît son plus grand développement tandis que le groupe des Normapolles régresse et que vers le haut de l'Éocène (Zeitzer Bild), l'élément arcto-tertiaire progresse. A la limite Éocène-Oligocène, les Normapolles ont disparu et les formes tempérées prennent un grand développement. C'est ce que W. Krutzsch appelle la flore du Tertiaire moyen.

— Un essai d'interprétation climatique similaire a été tenté par E. Roche (1970) pour le Paléocène et l'Éocène inférieur des bassins anglais, belge et parisien. Il est basé sur les distinctions de W. Krutzsch en ce qui concerne la correspondance climatique des associations à Normapolles ou arcto-tertiaires. La courbe établie évolue au sein de quatre grandes divisions climatiques : tempérée, tempérée chaude, subtropicale et tropicale. Le Dano-Montien et le Thanétien inférieur accusent une baisse de température par rapport au Thanétien supérieur et à l'Éocène. La petite fluctuation climatique représentée à la base du Landénien supérieur ne semble pas correspondre à un événement similaire dans le Sparnacien.

— C. Gruas-Cavagnetto (1977) a fait également l'analyse paléoclimatique de l'Éocène du Bassin de Paris en s'appuyant sur une étude paléoécologique et paléophytogéographique très fouillée de la flore et de la microflore. Son interprétation est basée sur la distinction de groupements floristiques : tempérés, subtropicaux, tropicaux et xériques. Elle considère le Thanétien comme moins chaud que l'Éocène en évoquant essentiellement l'absence d'éléments chauds (Sapotaceae, Icacinaceae). L'abondance de *Platycarya* à la base du Sparnacien, considérée comme un indice de fluctuation climatique ne semble pas à notre sens un critère valable, ce genre étant représenté en plus ou moins grande abondance depuis le Paléocène jusqu'à l'Éocène supérieur. Le réchauffement amorcé au Sparnacien se poursuit au Cuisien puis au Lutétien avec cependant l'apparition, dès le Lutétien moyen, d'éléments arcto-tertiaires. Le refroidissement climatique fini-éocène est mis en relation avec l'événement climatique majeur de la limite Éocène-Oligocène.

— Enfin, l'analyse palynologique détaillée des formations de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène du Bassin de Paris (J. J. Chateauneuf, 1980) a permis de compléter les données précédentes et de brosser un tableau des variations climatiques au voisinage de la limite Éocène-Oligocène ainsi que dans le Stampien. La méthode utilisée pour l'interprétation de la microflore dans un but paléoclimatologique est différente des méthodes classiques, telles que celle de W. Krutzsch, qui équivaut

Source : MNHN, Paris

à séparer les associations directement en groupes d'affinités climatiques. Elle consiste à grouper la microflore en unités paléoécologiques ou édaphiques avant de faire dans chaque unité des distinctions climatiques. Cette approche permet d'écarter les disparités climatiques apparentes, par exemple entre les flores palustres humides et chaudes souvent cosmopolites, réagissant peu aux variations de température et les flores d'arrière-pays plus riches en essences ligneuses qui accusent mieux les différences de température ou les phénomènes tectono-climatiques. Du point de vue climatique, l'ensemble de la microflore a été scindé en quatre groupes : tropical, subtropical à tempéré, tempéré et cosmopolite. La courbe climatique déduite des variations de ces deux types de végétation correspond au rapport des espèces tropicales à celui des espèces subtropicales à tempérées. La valeur moyenne obtenue pour l'Éocène supérieur et l'Oligocène (1,35) correspond exactement au passage des températures du Ludien à celles du Stampien inférieur. Elle peut être assimilée, d'après les études de macroflore, à la température moyenne annuelle de 20°C (Fig. 6).

— Au cours du Paléogène, dans le Bassin de Paris, l'évolution du climat et des précipitations peut être résumée de la façon suivante :

• A partir de la base du Thanétien (qui correspond aux premiers niveaux palynologiques fossilifères dans le Bassin de Paris), la température et l'humidité croissent progressivement pour atteindre des valeurs élevées dans le Sparnacien.

• Dans le Cuisien, la température augmente encore pour atteindre les valeurs les plus fortes du Paléogène. C'est dans l'Argile de Laon et au-dessus, dans la zone correspondant aux silicifications et aux pédogenèses du sommet du Cuisien (zone fossilifère dans la Brenne), que la microflore a le caractère tropical le plus accusé. L'association *Nypa, Bombacaceae, Normapolles* (abondance de *P. subhercynicus*), *Calamus* et *Sapotaceae* peut être rapprochée de la flore du Panisélien inférieur décrite par E. Roche (sous presse).

• Au cours du dépôt du Lutétien la température tombe légèrement tandis que la sécheresse augmente. Les saisons sont certainement mieux marquées et il existe au moins une saison sèche de 2 ou 3 mois. Les premiers dépôts d'évaporites apparaissent au sommet du Lutétien.

• La partie basale de l'Auversien est caractérisée par l'apparition d'une flore à Euphorbiaceae, Fagaceae, Juglandaceae et Myricaceae qui correspond à la flore paléotropicale de W. Krutzsch et évolue sans grand changement jusqu'au sommet du Ludien. Les variations mineures constatées dans les associatons sont dues essentiellement à des alternances de phases sèches (base du Marinésien et Ludien moyen) et plus humides (base de l'Auversien, sommet du Marinésien, base du Ludien et sommet du Ludien).

• Au sommet du Ludien, la majorité des espèces tropicales éocènes disparaissent et la flore très appauvrie ne contient plus que quelques espèces tempérées. Cet événement qui est mondialement connu, est interprété comme une phase sèche et relativement froide qui se situe à la limite Éocène — Oligocène.

• Au Stampien inférieur, aprés une remontée temporaire de la température et de l'humidité, au niveau de l'argile verte de Romainville, les valeurs de ces deux paramètres vont diminuer progressivement jusqu'à la nouvelle dégradation climatique qui intervient à la base de l'Oligocène supérieur (sensu C. Cavelier).

Pour l'ensemble du Paléogène, les valeurs limites trés approximatives avancées pour les températures et les taux hygrométriques oscillent entre 24 et 16°C/an pour les premières, 2.000 à 500 mm de précipitations pour les secondes (M. Schwarzbach, 1963 et 1968).

B. — Comparaisons avec les données autres que botaniques

Les données les plus classiques que nous possédions sont celles de la faune, de la sédimentologie et des fractionnements isotopiques de l'oxygène calculés à partir de l'eau de mer et de restes d'organismes marins.

Source : MNHN, Paris

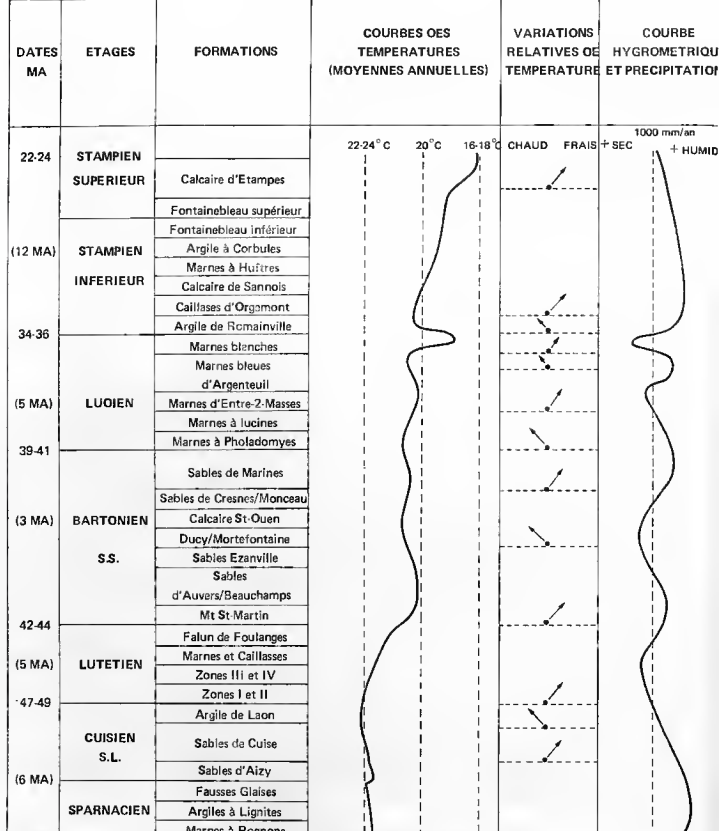


Fig. 6 : Courbe de variation climatique établie d'après la microflore pour le Paléogène du Bassin de Paris

Source : MNHN, Paris

Ces méthodes sont basées sur l'analyse de phénomènes ou d'évolutions en milieu soit continental (Mammifères, témoins de sédimentation continentale), soit marin (faunes, sédiments ou mesures isotopiques).

Ces deux approches très différentes des paléoclimats posent un problème fondamental dans la mesure où nous sommes incapables actuellement de reconstituer avec certitude les modèles de circulations océaniques des masses d'eau (de densité et de température différentes) au cours des temps géologiques. Les modèles actuels ne peuvent servir de références en raison du déplacement des masses continentales au cours des temps géologiques et de la méconnaissance de la plupart des calottes glaciaires anciennes, que ce soit en ampleur ou en localisation.

Il nous semble donc logique d'accorder plus de crédit à l'évaluation des climats continentaux qu'à celui des températures océaniques, particulièrement lorsqu'on travaille dans le Mésozoïque ou dans le Paléozoïque. Les exemples actuels ne manquent pas, qui montrent les différences de températures très élevées qui peuvent exister entre les continents et les eaux qui les baignent. C'est le cas actuellement des côtes mauritaniennes ou des côtes du Pérou.

B. 1. *Faunes.*

En dehors des données floristiques, les arguments climatiques que nous possédons pour le Paléogène d'Europe sont peu nombreux.

Les vertébrés indiquent des conditions de vie identiques durant l'Éocène en Amérique du Nord et en Europe. A partir de l'Oligocène, le contrôle climatique devient plus évident et certaines familles (Mustelidae), qui évoluent en Europe, sont considérées comme des indicateurs de climats tempérés.

L'étude des faunes de poissons (W. Weiler, 1942) en Allemagne de l'Ouest montre la disparition des formes tropicales dans l'Éocène supérieur, la diminution des formes subtropicales au cours de l'Oligocène et la progression des formes tempérées. L'étude des mollusques marins le long de la côte pacifique (J. W. Durham, 1950) permet de démontrer le déplacement de l'isotherme 25°C de février au cours du Paléogène de la latitude Nord 46° jusqu'à celle de 28°.

B. 2. *Nature des dépôts.*

La nature des dépôts au cours du Paléogène peut de son côté contribuer de façon non négligeable à l'évaluation des climats. Le Bassin de Paris constitue de ce point de vue un bon terrain d'analyse. La succession des dépôts organiques (lignites, argiles organiques) et des dépôts chimiques (Lutétien) puis évaporitiques (Éocène supérieur à Oligocène) confirme la présence de quatre grandes successions climatiques au Paléogène qui coïncident avec les quatre grandes étapes de la flore. La formation de matière organique atteint son optimum vers 25°C mais sa conservation n'est assurée que dans l'intervalle de 15 à 25°C. L'accumulation des débris organiques dans cet intervalle dépend du piège sédimentaire (marais littoraux), de la présence d'un couvert végétal dense (tropical humide) avec formation d'humus et de précipitations suffisantes nécessaires au transport. Toutes ces conditions sont réunies dans l'Éocène inférieur du Bassin de Paris. Au cours du Lutétien, la sédimentation carbonatée s'installe, associée à une activité biologique intense (coraux, madrépores, Nummulites...) qui témoigne d'un climat encore très chaud mais d'un environnement moins réducteur. Au sommet du Lutétien, la sédimentation change totalement. Le détritisme reprend, parfois associé à des dépôts organiques (mais qui n'atteignent jamais le stade des tourbes ou des lignites), entre-coupé de périodes de sédimentation évaporitique (argiles magnésiennes et gypse). Cette ceinture évaporitique qui est continue depuis l'Asie jusqu'à l'Europe et l'Amérique du Nord (F. Lotze, 1963) va se déplacer au cours du Tertiaire jusqu'à sa position actuelle. Au Ludien, elle se trouve au niveau du Bassin de Paris et de l'Alsace ; à l'Oligocène, dans le Rio Ebro (Espagne) et dans le Sud de la France et au Miocène en Méditerranée. Enfin à partir de l'Oligocène la sédimentation chimique diminue et devient progressivement détritique jusqu'à l'émersion complète du Bassin de Paris. Elle est activée par les premiers mouvements orogéniques importants de la phase alpine qui se font sentir sur les bordures du Bassin de Paris (C. Cavelier et Ch. Pomerol, 1979). La remontée légère de température et la reprise des précipitations à la

Source : MNHN, Paris

base de cet étage, seront suivies très vite d'une dégradation des conditions climatiques qui est bien marquée dans la flore (Sables de Fontainebleau puis Calcaire de Beauce et ses équivalents).

B. 3. *Méthodes isotopiques.*

Enfin la mesure des isotopes de l'oxygène O_{18}/O_{16}, qui a pris depuis 1947 un essor considérable, fournit à partir de l'analyse du carbonate de calcium de divers organismes fossiles et de celui de l'eau de mer des mesures de paléotempératures des eaux, soit de surface, soit de fond. Les mesures les plus continues que nous possédions au Paléogène concernent malheureusement l'Atlantique Sud (N. J. Shackleton, J. P. Kennett in Initial Reports of the Deep Sea Drilling). Elles mettent en évidence pour l'Hémisphère Sud des températures et des évolutions comparables à celles de l'Europe. La température de l'eau de surface voisine de 20°C au Paléocène, va diminuer au cours de l'Éocène jusqu'à l'accident de 38 M.A. qui marque le début de la formation des glaces de mer en Antarctique (J. L. Lorius et J. C. Duplessy, 1977).

CONCLUSIONS

L'analyse par la flore des variations climatiques au Paléogène est basée sur la comparaison des restes de plantes fossiles (macrorestes ou pollens) avec les formes actuelles et les climats sous lesquels elles vivent. Cette transposition des conditions de vie actuelles au matériel ancien comparable n'est valable que si l'on considère comme négligeables les phénomènes d'adaptation au climat ou au biotope, au cours des temps géologiques. Ceci est certainement faux pour la plupart des taxons pris isolément ou pour une flore très locale. Cependant lorsqu'on utilise un grand nombre de genres ou de familles à partir des associations palynologiques, les attributions climatiques finissent par se recouper et aboutissent à un schéma qui semble logique dans les grandes lignes. Ainsi l'interprétation climatique au cours du Paléogène en Europe, à partir de la palynologie, montre la succession de trois grandes époques. Au cours du Paléocène supérieur, de l'Éocène inférieur et de l'Éocène moyen, le climat est subtropical à tropical humide. Les températures varient en moyenne annuelle entre 20 et 24°C. Durant l'Éocène supérieur, les saisons sèches vont être mieux marquées. Le taux d'humidité diminue et des périodes de sécheresse assez longues s'intercalent entre des périodes plus humides. La température avoisine les 20°C de moyenne annuelle. A la limite Éocène — Oligocène intervient un refroidissement général en Europe qui s'accompagne d'une grande sécheresse. A ce niveau, beaucoup de formes tropicales disparaissent ou régressent. Enfin, au cours de l'Oligocène, la température diminue encore plus progressivement. Sa moyenne annuelle varie entre 16 et 20°C. Le taux d'humidité, d'abord assez élevé, diminue lui aussi au cours du dépôt du Stampien supérieur. Une nouvelle dégradation climatique se produit enfin dans l'Oligocène supérieur avant le réchauffement aquitanien. Ces conclusions sont tout à fait en accord avec les données en Europe de la faune, l'analyse de la sédimentation ou les valeurs des températures obtenues par les méthodes isotopiques.

BIBLIOGRAPHIE

Axelrod D. I. et Bailey H. P. (1969). — Paléotempérature analysis of Tertiary floras. *Palaeog., Palaeocl., Palaeoec.*, 6 : 163-195.

Birot P. (1969). — L'influence du climat sur la sédimentation continentale. *Les cours de la Sorbonne*, Centre de Documentation Universitaire, Paris.

Cavelier C. et Pomerol C. (1976). — Proposition d'une échelle stratigraphique standard pour le Paléogène. *Newsletter Stratigraphy*, 5 : 3.

Source : MNHN, Paris

Cavelier C. et Pomerol C. (1979). — Chronologie et interprétation des événements tectoniques cénozoïques dans le Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, (7), t. XXI, n° 1 : 33-48.

Chaney R. W. (1940). — Tertiary forests and continental history. *Bull. Géol. Soc., Am.*, 51 : 469-488.

Chateauneuf J. J. (1980). — Palynostratigraphie et paléoclimatologie de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène du Bassin de Paris (France). Thèse de Doctorat d'État, Université P. et M. Curie, Paris.

Dorf E. (1979). — Climatic changes of the Past and Present Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan, 13 (8) : 181-210.

Dorf E. (1963). — The use of fossil plants in palaeoclimatic interpretations Problems in Palaeoclimatology edited by A. E. M. Nairn — Interscience Publishers.

Durham J. W. (1950). — Cenozoic marine climates of the Pacific coast. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 61.

Frakes L. A. et Kemp E. M. (1973). — Palaeogene continental and evolution of climate — in Tarling D. H. et Runcorn S. K. Implications of continental drift to the Earth Sciences. Academic press London 539, 55 B.

Furon R. (1972). — Éléments de paléoclimatologie — Collection de l'enseignement à la recherche — Sciences de la Terre, Paris, 216 p.

Gruas-Cavagnetto C. (1977). — Étude palynologique de l'Éocène du Bassin anglo-parisien. Thèse de Doctorat d'État de l'Université P. et M. Curie, Paris.

Krausel R. (1961). — Palaeobotanical evidence of climate — Descriptive Palaeoclimatology edited by A. E. M. Nairn, Interscience Publishers Inc.

Krutzsch W. (1967). — Der Florenwechsel im Alttertiär Mitteleuropas auf Grund von sporenpaläontologischen Untersuchungen — *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, H. 10 : 17-37.

Krutzsch W. (1976). — Die Mikroflora der Braunkohle des Geiseltales Teil IV : Die Stratigraphische Stellung des Geiseltalprofils im Eozän und die sporenstratigraphische Untergliederung des mittleren Eozäns — *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, H 26 : 47-92, 4 abb., 8 tab.

Lorius C. L. et Du Plessy J. C. (1977). — Les grands changements climatiques. *La recherche*, 83, 8 : 947-955.

Lotze F. (1963). — The distribution of Evaporites in space and time. Problems in palaeoclimatology. *Proceedings of the NATO Palaeoclimates Conference*, Newcastle 1963.

Mai D. H. (1964). — Die Mastixioideen — Floren in Tertiär der Oberlausitz *Paläont. Abh.*, B, II (1) : 1-92.

Reid E. M. et Chandler M. E. J. (1933). — The London Clay Flora. British Museum National History — London.

Roche E. (1970). — Flores du Paléocène et de l'Eocène inférieur des bassins sédimentaires anglais, belge et parisien. Intérêt climatique et phytogéographique. *Association nationale des Professeurs de Biologie de Belgique*, 16e année, 1970, n° 3.

Roche E. (sous presse). — Existence d'une phase climatique tropicale à l'Eocène inférieur dans le Bassin sédimentaire belge, IVe Symposium de l'APLF : Palynologie et climats, Paris 1979.

Schwarzbach M. (1962). — Climates of the Past — An Introduction to Palaeoclimatology, Translated from German and edited by the University series in Geology, London.

Schwarzbach M. (1968). — Das Klima der Rheinischen Tertiärs — *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 118, 1 : 33-68.

Weiler W. (1942) — Die otolithen des rheinischen und Nord west-deutschen Tertiärs. *Abh. R. A. Bodenf.*, 206.

Wolfe J. A. (1971). — Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoecology*, 9 : 27-57.

Source : MNHN, Paris

PALYNOLOGIE, SÉDIMENTOLOGIE. RECONSTITUTION DES CLIMATS : APPLICATION AU PALÉOGÈNE DU MASSIF ARMORICAIN

PAR

M. F. OLLIVIER-PIERRE * et J. ESTEOULE-CHOUX *

Résumé. — Les données fournies par la palynologie sur les climats du Paléogène du Massif armoricain sont comparées à celles apportées par l'étude des altérations et des sédiments. A l'Yprésien et au Lutétien, les résultats de ces deux méthodes sont en bon accord et permettent de reconstituer un climat chaud et humide. Par contre, au Stampien, la baisse de température enregistrée par la végétation pourrait sembler contradictoire avec le caractère chimique accusé des sédiments qui nécessite un climat toujours chaud mais moins humide, à saisons alternées. Cette aridité relative pourrait être en relation avec le refroidissement.

Summary. — Palynological and sedimentological data on Palaeogene climates in the Armorican Massif are compared. For the Ypresian and Lutetian stages, these data suggest that the climate was hot and wet. During the Stampien, vegetation indicates a fall of temperature although the sediments remain predominantly chemical so the climate must have been hot and generally less wet with seasons of drought. This relative aridity could be related to the fall of temperature.

La reconstitution des climats est devenue maintenant classique et elle peut être tentée soit à partir de la reconstitution des végétations, soit à partir des sédiments et aussi des formations résiduelles d'une région donnée. Dans le Massif armoricain, un premier essai sur les climats a été réalisé en s'appuyant uniquement sur les caractères des dépôts tertiaires et des altérations (ESTEOULE-CHOUX, 1967). Aujourd'hui des recherches palynologiques détaillées sur le Paléogène (OLLIVIER-PIERRE, thèse 1979) permettent de comparer les indications obtenues indépendamment par ces deux méthodes et de mieux apprécier les limites de chacune d'elles.

Avant de présenter ces résultats, il est bon de rappeler certaines données dont on dispose actuellement sur les principaux facteurs climatiques au Paléogène.

I. — IMPORTANCE DES PRINCIPAUX FACTEURS CLIMATIQUES AU PALÉOGÈNE

1° *La température.*

La première constatation qui s'impose est l'absence, à la surface du globe, de toute glaciation importante entre le Permien et le Quaternaire. En Antarctique il n'y a pas de preuve d'existence de glace avant l'Oligocène, les glaciers n'auraient atteint leur extension actuelle qu'au Miocène (KEMP, 1978). De même en Arctique, EMILIANI ,1954 (in DALEY, 1972) ne reconnait pas à cette époque la présence de calotte glaciaire. Les températures moyennes sous lesquelles les flores arctiques tertiaires

* Laboratoire de Géologie des Formations de Couverture de l'Ouest, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex.

Source : MNHN, Paris

se sont développées pouvaient être au voisinage de + 9° pour le Groenland et l'Islande et de + 5° pour le Spitzberg (Heer, 1868 in Frakes et Kemp, 1973, p. 540). Il semble donc logique d'admettre que d'une façon générale, pour le Paléogène, les températures devaient être plus élevées qu'actuellement pour une latitude donnée. A la suite de Daley (1972) on peut penser que les différences de température entre les pôles et l'équateur étaient beaucoup moins grandes qu'aujourd'hui et les variations saisonnières moins marquées. Axelrod et Bailey (1969, p. 180-181) insistent sur la présence, au Tertiaire, de climats de grande uniformité plus largement répandus qu'aujourd'hui favorisant le développement d'une végétation luxuriante.

2° *L'humidité.*

L'eau joue un rôle essentiel dans la vie de la plante et le développement d'une végétation dépend davantage de l'importance des précipitations que de la température (Sittler, 1965, p. 338). Frakes et Kemp (1973) émettent l'hypothèse qu'une forte ceinture pluvieuse s'étendait loin vers les pôles au début de l'Éocène. Il est également probable que les précipitations devaient être plus uniformément distribuées qu'actuellement (Axelrod et Bailey, 1969). Pendant le Tertiaire, la température relativement élevée des eaux de surface océaniques aurait été la cause d'abondantes chutes de pluie (Daley, 1972).

La présence de lacs, de marécages, de rivières divagantes entretenait une humidité édaphique suffisante pour assurer la croissance d'une riche végétation. L'évaporation partielle de ces eaux donnait certainement une hygrométrie assez forte pour favoriser les précipitations.

3° *Régime des vents et des courants marins.*

Daley (1972, p. 185) fait remarquer qu'au Tertiaire les alizés se prolongeaient plus septentrionalement qu'aujourd'hui. Il estime que de tels vents ont pu transporter de l'humidité le long de la Téthys en direction de l'Ouest. C'est également l'avis de Frakes et Kemp (1973) qui précisent que le transport par les alizés de la chaleur des tropiques a dû être plus prononcé à l'Éocène qu'aujourd'hui. Les eaux superficielles des extrémités occidentales des courants équatoriaux du Pacifique étaient exceptionnellement chaudes, les fortes précipitations et l'évaporation conduisaient à des conditions de mousson. Ces mêmes auteurs dessinent à l'Éocène moyen un courant océanique dans l'Atlantique Nord, analogue à l'actuel Gulf-Stream. A cette époque, la position relative de l'Europe et de l'Amérique permet de supposer qu'en abordant les côtes européennes le courant marin induisait un flux chaud et humide sur le continent.

En conclusion, même si l'on ne retient pas pour les climats du Paléogène de fortes températures, il n'en demeure pas moins qu'elles devaient être supérieures à celles enregistrées aujourd'hui sous une même latitude. La grande uniformité, l'absence de gelées, la forte humidité sont très certainement les principales caractéristiques des climats paléogènes aux moyennes latitudes. Les zonations climatiques de végétation de pôle à pôle étaient très probablement plus larges qu'elles ne le sont actuellement. Dès lors, les termes climatiques utilisés pour définir une végétation actuelle (tropical, subtropical, méditerranéen...) ne sont plus significatifs et ne peuvent pas être employés pour caractériser une végétation fossile.

II. — Données fournies par la palynologie

Il n'est possible de reconstituer les climats paléogènes du Massif armoricain que dans les grandes lignes. Cette démarche peut néanmoins être tentée car au cours de cette période, les caractères géographiques de la région sont demeurés stables.

— Tous les gisements étudiés se trouvent à la même latitude. Au Paléogène, le 40° degré de latitude Nord traversait le bassin de Londres (actuellement Londres est à 51° de latitude Nord), le Massif armoricain se trouvait donc à cette époque à environ 10° au Sud de sa position actuelle.

Source : MNHN, Paris

— Au cours de cette période, le Massif armoricain se présente comme une vaste plateforme aux reliefs mous et qui n'a subit aucun mouvement tectonique notable susceptible de modifier les altitudes de la région (Esteoule-Choux, 1966, p. 247-250).

Le caractère hétérogène de la végétation se marque tout au long du Paléogène par la présence de taxons actuellement tropicaux ou subtropicaux associés à des taxons tempérés. Gruas-Cavagnetto (1977) a distingué dans la végétation de l'Éocène du bassin de Paris, des éléments à distribution strictement tropicale, des éléments à distribution subtropicale et des éléments tempérés. Dans le massif armoricain, j'ai également pu admettre les distinctions suivantes :

Éléments actuellement strictement tropicaux :

Nipacées : *Nypa* (Yprésien et Lutétien supérieur), Icacinacées : *Iodes* (Yprésien à Bartonien), Bombacacées (Yprésien), Ochnacées : *Schurmansia* (Yprésien).

Éléments à distribution tropicale et subtropicale :

Schizaeacées : *Lygodium, Mohria* (Yprésien à Bartonien), Palmacées : *Calamus* (Yprésien et Stampien inférieur), Cyatheacées : (Yprésien à Stampien inférieur), Cyrillacées (Yprésien à Stampien supérieur), Ebénacées : *Diospyros* (Yprésien, Lutétien et Stampien), Apocynacées : *Alyxia* (Yprésien et Lutétien supérieur), Olacacées : *Anacolosa, Cathedra* (Yprésien), Sapotacées (Yprésien à Stampien supérieur), Sterculiacées : *Reevesia* (Yprésien et Stampien inférieur), Leecacées : *Leea* (Bartonien), Symplocacées : *Symplocos* (Bartonien et Stampien inférieur), Théacées : *Gordonia* (Yprésien et Stampien), Araliacées : *Scheffl era* (Bartonien à Stampien supérieur).

Éléments tempérés chauds à subtropicaux :

Nyssacées : *Nyssa* (Yprésien à Stampien inférieur), Myrtacées ou Sapindacées (Yprésien et Stampien inférieur), Juglandacées : *Engelhardtia* et *Platycarya* (Yprésien à Stampien supérieur), Anacardiacées : *Rhus* (Yprésien à Stampien supérieur), Flacourtiacées (Sparnacien supérieur).

Éléments tempérés :

Bétulacées : *Betula, Alnus, Corylus* (Yprésien à Stampien supérieur), Ulmacées : *Ulmus* (Yprésien à Stampien inférieur), Tiliacées : *Tilia* (Yprésien et Lutétien supérieur), Fagacées (Yprésien à Stampien supérieur), Juglandacées : *Carya* (Stampien inférieur), *Pterocarya* (Bartonien à Stampien supérieur), Myricacées (Yprésien à Stampien supérieur), Elaeagnacées : *Elaeagnus* (Stampien), Pinacées : *Pinus* (Yprésien à Stampien supérieur), Acéracées : *Acer* (Lutétien supérieur), Salicacées : *Salix* (Yprésien, Lutétien supérieur et Stampien supérieur).

Ce mélange d'éléments avec leur richesse spécifique se retrouve actuellement dans les formations couvrant les collines du Sud de la Chine, le bas Yang-Tsé-Kiang, le Sud de la Corée, le centre de Formose ainsi que dans les assemblages végétaux du Sud-Est des États-Unis où l'on observe l'interpénétration de taxons tropicaux à feuilles persistantes et de taxons tempérés caducifoliés (Elhai, 1968, p. 233). Une telle association végétale constitue la forêt mixte et demande pour se développer des conditions climatiques bien particulières : hivers doux, étés longs, chauds avec d'énormes précipitations souvent favorisées dans le Sud de la Chine par un relief élevé. Ces étés sont définis par Birot (1965) comme « correspondant à une véritable transgression de l'été tropical dans des latitudes des plus élevées ». Le climat chinois règne actuellement sur la façade orientale des continents entre 30 et 40° de latitude.

On peut penser que de telles conditions climatiques aient pu exister sur le Massif armoricain au cours du Paléogène :

— La température des eaux océaniques devait être suffisamment élevée pour être propice au développement des Nummulites.

Source : MNHN, Paris

— La situation maritime de la Bretagne, dès cette époque, favorisait les précipitations et on peut sans doute imaginer la région située sur le passage des dépressions cycloniques ou au moins sur celui de masses d'air humides provenant d'un Atlantique plus chaud qu'aujourd'hui.

— En l'absence de tout relief, une humidité édaphique non négligeable est entretenue dans les régions basses où l'écoulement des eaux de surface se fait difficilement (présence de lacs et de marécages) et où une importante couverture kaolinique rend le sol imperméable. L'évaporation des eaux des surfaces marécageuses ainsi que l'évapotranspiration produite par les plantes vasculaires de forêts plus ou moins étendues, donnaient certainement une hygrométrie assez forte pour favoriser les précipitations.

C'est à l'Yprésien que ces conditions climatiques semblent le mieux réalisées. La grande diversité floristique et les nombreux Normapolles considérés comme des Amentiflores primitives, militent en faveur d'une végétation de climat chaud et humide. Les éléments chauds abondent : Sapotacées variées, Schizaeacées, Flacourtiacées, Apocynacées (*Alyxia*), *Nypa*. Les Icacinacées commencent à prendre de l'importance. Les éléments tempérés sont peu nombreux : Fagacées, Tiliacées, Salicacées. Le passage au Lutétien se marque par la présence d'Ébénacées, d'Ochnacées et de Bombacacées.

Au Lutétien supérieur le même type de climat demeure : présence de *Nypa*, Sapotacées, Icacinacées, Schizaeacées. Cependant les Normapolles ont déjà fortement régressé et on enregistre une petite avancée d'éléments arcto-tertiaires : Ulmacées, Acéracées.

Au Bartonien, le fait le plus significatif est la disparition du Palmier *Nypa* probablement en relation avec une diminution thermique des eaux océaniques (Caratini, 1975) et avec un changement du climat devenant moins humide avec une saison sèche plus marquée (cf. p. 18). Une certaine aridité peut probablement être envisagée dans le bassin de Camphon — Saffré ; elle se marque par la formation d'attapulgite et de gypse, et dans la végétation par une diminution du nombre des espèces. Une sécheresse édaphique est indiquée par la présence d'Épbédracées. Simultanément dans les bassins de Rennes et de Campbon — Saffré des taxons actuellement plus tempérés prennent davantage d'importance (Myricacées, Ulmacées, *Pterocarya*).

C'est au Stampien que l'on note le plus important renouvellement floristique. Au Stampien inférieur, de nombreux taxons chauds disparaissent : Schizaeacées, Icacinacées ainsi que les derniers représentants du groupe des Normapolles. Cependant subsistent les Théacées, les Ébénacées, les Araliacées et quelques Sapotacées. La diversification des éléments tempérés témoigne d'un rafraîchissement certain de la température. Cette baisse de température s'affirme au Stampien supérieur, une certaine aridité se marque principalement par une diminution de la richesse de la végétation. Les Myricacées régressent, les Pinacéées sont nombreuses et variées. Je pense qu'il s'agit bien ici d'un changement climatique car, même si la subsidence du bassin de Rennes a été importante, elle ne s'est effectuée que de façon très lente et il n'y a pas eu création d'importantes formes de relief susceptibles de favoriser le développement des taxons tempérés.

Le changement climatique au début de l'Oligocène n'est que la marque d'une plus importante dégradation du climat chaud et humide, et qui a commencé dès la fin de l'Yprésien.

Ce rafraîchissement se retrouve à l'échelle mondiale (Gruas-Cavagnetto, 1977) ; il est en relation avec les premières arrivées de glace en Antarctique et avec les importants mouvements tectoniques qui se manifestent dans de nombreuses régions (Cavelier, 1976).

III. Données fournies par la sédimentologie

De nombreux auteurs depuis de Lapparent (1930) ont relié la présence d'altérations kaoliniques ou de dépôts à kaolinite et aussi de bauxites à l'existence de climats chauds et humides de type tropical. C'est ainsi que les faciès sidérolithiques d'Europe, d'Afrique, d'Amérique qui correspondent à des produits d'altération latéritique remaniés ou non ont permis de retrouver la trace de tels climats au Carbonifère, au Secondaire et au début du Tertiaire (Millot, 1964).

Cependant comme le souligne Millot, il faut distinguer climat générateur et période de rema-

Source : MNHN, Paris

niement, une sédimentation kaolinique ne donnant des indications que sur le climat qui a présidé à l'élaboration d'un tel matériau sur le continent. Par contre, la sédimentation chimique qui reflète les altérations sur le continent est un « écho du climat contemporain » (Sittler, 1965, p. 333). C'est ainsi que la néoformation de minéraux argileux tels que la montmorillonite et l'attapulgite de la limite Crétacé — Tertiaire au Languedoc, de l'Éocène inférieur et de l'Oligocène moyen en Provence, la sépiolite et l'attapulgite de l'Oligocène supérieur de la Bresse ont permis à Sittler et Millot (1964) de conclure à l'existence de climats hydrolysants de type tropical.

Dans le Massif armoricain, la reconstitution des climats au Tertiaire et en particulier au Paléogène a été tentée à partir des profils d'altération conservés en de nombreux endroits et aussi des sédiments (Esteoule-Choux, 1967).

Si certaines altérations latéritiques se trouvent à l'affleurement, d'autres sont scellées par des dépôts kaoliniques de l'Éocène supérieur. D'autre part, des sables kaoliniques et gibbsitiques sont recouverts par des graviers cénomaniens au Thoureil (Sud d'Angers) (Esteoule-Choux, Esteoule et Louail, 1969). Ces dépôts qui proviennent du remaniement de latérites, montrent que de puissantes altérations ont régné sur l'Ouest de la France, à une période au moins antécénomanienne. Ceci rejoint les idées couramment admises, à savoir que des climats chauds et humides de type tropical ont régné en France à la fin du Secondaire et au début du Tertiaire.

Les caractères mêmes de la sédimentation au cours du Paléogène ont permis de préciser dans une certaine mesure ces climats.

Aux dépôts sableux plus ou moins sapropéliens du Sparnacien supérieur de La Sennetière et de Noirmoutier dont les minéraux argileux ne sont pas significatifs (montmorillonite en général dominante, kaolinite, mica) succèdent les sables glauconieux, les calcaires et argiles du Cuisien des Moutiers, Quiberon et Port-Louis caractérisés soit par la montmorillonite, soit par une illite verte. Le Cuisien supérieur représenté par des sables et argiles uniquement kaoliniques de Savenay et la Trinité-Porhoët confirme l'existence d'une altération latéritique anté-cuisienne et témoigne d'une certaine activité de l'érosion. Celle-ci ne peut s'expliquer que par un climat devenu temporairement plus sec, qui aurait provoqué une modification de la végétation et sa disparition au moins dans certaines zones, facilitant ainsi le décapage des sols. La sédimentation à caractère chimique du Lutétien supérieur est la preuve d'un intense lessivage du continent qui n'a pu se réaliser que sous une forêt dense de climat chaud et humide. Cependant, le caractère chimique de plus en plus accusé en fin de cycle (dolomite et attapulgite) a été interprété comme le reflet d'un assèchement progressif du climat qui va déterminer la grande rhexistasie de l'Éocène supérieur marquée par l'importante sédimentation kaolinique des bassins de Rennes, de Toulven, Langon, Saint-Séglin, Les Brûlais. En même temps le bassin de Campbon devient continental. Cet assèchement du climat se manifeste également par le développement de cuirasses ferrugineuses au sein des profils latéritiques. Les sédiments à caractère chimique du Stampien qui font suite aux détritiques de l'Éocène supérieur et où le fer prend une importance considérable (illites ferrifères) ne peuvent s'expliquer qu'en faisant intervenir des climats relativement moins humides que les climats latéritisants, et à saisons alternées.

Les grands traits du climat au Paléogène en Bretagne ont pu ainsi être reconstitués d'après les données de la sédimentologie : climat chaud et humide, de type tropical jusqu'au Lutétien supérieur avec une période plus sèche au Cuisien supérieur, une nouvelle phase plus sèche également qui débute au sommet du Lutétien supérieur et qui va régner pendant tout l'Éocène supérieur. Au Stampien, le climat est toujours chaud, mais moins humide qu'au Lutétien et à saisons alternées.

IV. — Discussion

Si l'on compare les conclusions apportées par chacune des deux méthodes, on constate qu'elles ne sont pas rigoureusement identiques et que même, elles peuvent apparaître parfois contradictoires.

L'analyse pollinique permet de reconstituer un climat chaud et humide tout au long de l'Yprésien et du Lutétien. Si les forêts de cette époque présentent la même physionomie que celles du climat chinois, il semble que les forêts mixtes du début du Paléogène étaient plus riches en taxons actuelle-

Source : MNHN, Paris

ment tropicaux ou subtropicaux (Icacinacées, Bombacacées, Schizaeacées, Sapotacées). De plus, les sols de forêt chinoise marquent une tendance latéritique (Binot, 1965, p. 279-284) alors que dans le Massif armoricain ils sont nettement de type latéritique. Tout ceci laisse à penser que le climat du début du Paléogène était vraisemblablement plus accentué qu'il ne l'est actuellement dans ces régions asiatiques. Dans ce cas, sédimentologie et palynologie sont en bon accord ; cependant, une période plus sèche à la fin du Cuisien, mise en évidence par les dépôts kaoliniques, ne se répercute pas dans l'assemblage pollinique. Un nouvel assèchement à la fin du Lutétien supérieur évoqué par la nature même de la sédimentation n'a pas d'écho, faute de microflore. Par contre, la végétation du Bartonien marquée par la disparition du Palmier Nypa, apporte la confirmation d'une certaine aridité responsable de la sédimentation chimique de Campbon et des dépôts détritiques correspondant aux argiles à Molnia du bassin de Rennes. Au Stampien inférieur, l'ensemble floristique permet seulement d'enregistrer une baisse de la température qui s'affirmera au Stampien supérieur. Ces résultats pourraient à priori sembler contradictoires avec ce que nous enseigne le caractère chimique accusé de l'Oligocène inférieur qui serait l'expression d'un climat toujours chaud, moins humide qu'à l'Éocène et à saisons alternées. Cette aridité pourrait être corrélative du refroidissement qui se marque dans la flore si, comme le propose Sellers 1965 (in Frakes et Kemp, 1973, p. 554), un centimètre de diminution des précipitations produisait un abaissement de la température d'environ 1°C au-delà du 60e degré de latitude.

La méthode palynologique conduit à des résultats non continus du fait que tous les niveaux ne sont pas fossilifères ; ils sont donc ponctuels et par conséquent incomplets. La sédimentologie, par contre, apporte des résultats plus continus et peut-être même, dans certains cas, plus nuancés. Il n'en demeure pas moins que ces deux méthodes sont complémentaires et que chacune représente un potentiel d'informations qui lui est propre.

BIBLIOGRAPHIE

Axelrod, D. I. et Bailey H. P. (1969). — Paleotemperature analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimat, Palaeoecol.*, 6 : 163-195. Amsterdam.

Binot, P. (1965). — Les formations végétales du globe. Soc. d'éd. d'enseign. sup. Paris, 508 p.

Caratini, C. (1975). — Palynologie de deux formations détritiques éocènes dans le Sud du Bordelais (Gironde) ; mise en évidence d'une végétation chaude et humide mais non typiquement tropicale. *Bull. Soc. Géol. France*, (7), XVII : 797-802, Paris.

Cavelier, C. (1976). — La limite Éocène-Oligocène en Europe occidentale. Thèse, Paris.

Daley, B. (1972). — Some problems concerning the Early Tertiary climate of southern Britain. *Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 11 : 177-190. Amsterdam.

Elhai, H. (1968). — Biogéographie. Librairie A. Colin, Paris, 406 p.

Esteoule-Choux, J. (1967). — Contribution à l'étude des Argiles du Massif armoricain. Argiles des altérations et argiles des bassins sédimentaires tertiaires. Thèse, Rennes, 319 p.

Esteoule-Choux, J., Esteoule, J., Louail, J. (1969). — Sur la présence d'un dépôt à kaolinite et à gibbsite entre le Bajocien et le Cénomanien en Maine-et-Loire. *C. r. Acad. Sc.*, 268 : 891-893, Paris.

Frakes, L. A. et Kemp, E. M. (1973). — Palaeogene continental positions and evolution of climate. In Tarling D. H. et Runcorn S. K. Implications of continental drift to the Earth Sciences, p. 539-558, Londres et New-York, Academic Press ed.

Gruas-Cavagnetto, C. (1977). — Étude palynologique de l'Éocène du Bassin anglo-parisien. Thèse, Paris, 287 p.

Kemp, E. M. (1978). — Tertiary climatic evolution and vegetation history in the southeast Indian Ocean Region. *Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 24 : 169-208. Amsterdam.

Lapparent, J. de (1930). — Les bauxites de la France Méridionale. *Mém. Carte Géol. Fr.*. 187 p.

Millot, G. (1964). — Géologie des argiles, Masson et Cie Ed., Paris, 499 p.

Source : MNHN, Paris

OLLIVIER-PIERRE, M.-F. (1979). — Étude palynologique (Spores et Pollens) de gisements paléogènes du Massif armoricain. Thèse, Rennes.

SITTLER, C. et MILLOT, G. (1964). — Les climats du Paléogène français reconstitués par les argiles néoformées et les microflores. *Geol. Rundsch.*, 54 : 333-343. Stuttgart.

SITTLER, C. (1965). — Le Paléogène des fossés rhénan et rhodanien. Études sédimentologiques et paléoclimatiques. Thèse, Strasbourg, 392 p.

STEENIS, C. G. G. J. Van (1962). — The land bridge theory in botany, *Blumea*, 11 (2) : 235-372. Leiden.

Source : MNHN, Paris

EFFETS D'UNE PHASE CLIMATIQUE TROPICALE AU PANISELIEN DANS LE BASSIN SÉDIMENTAIRE BELGE

PAR

E. ROCHE *

Résumé. — L'analyse palynologique des faciès paniseliens (Yprésien supérieur) de Belgique a révélé la présence d'une flore dont certains éléments se retrouvent actuellement dans la zone intertropicale humide : *Nipa*, *Calamus*, *Alyxia*, *Bombax*, *Acrostichum* ainsi que divers genres de la famille des *Sapotaceae*.

Cette courte période géologique pendant laquelle des conditions climatiques particulières ont favorisé l'extension de ces genres, commence avec le dépôt des Sables à *Nummulites planulatus* (Yd) et se termine à la base des Sables d'Aalter (P2 ou B1 de la légende de la carte géologique de Belgique).

Summary. — Palynological analysis of Paniselian facies (Upper Ypresian) of Belgium proves the presence at this time of a warm and humid flora including plants living now in intertropicals areas such as : *Nipa*, *Calamus*, *Alyxia*, *Bombax*, *Acrostichum* and *Sapotaceae*.

The beginning and the end of this short geological period are respectively the base of *Nummulites planulatus* sands (Yd) and the base of Aalter sands (P2 of B1 of the geological map of Belgium).

En 1839, A. DUMONT ne distinguait que deux étages dans l'Éocène inférieur de Belgique : le Landénien et le Bruxellien. Dix ans plus tard, il créait l'Yprésien aux dépens du Landénien et le Paniselien aux dépens du Bruxellien. En 1929, pour établir la légende de la carte géologique de Belgique, M. LERICHE proposa que l'Yprésien soit subdivisé en Yprésien inférieur comprenant l'Argile des Flandres (Y1a) et les Sables à *Nummulites planulatus* (Y1b) et en Yprésien supérieur (Y2) considéré comme équivalent de l'ancien Paniselien inférieur. Les Sables d'Aalter (anciennement Paniselien supérieur — P2) ont été alors inclus dans le Bruxellien dont ils constituent la partie inférieure (B1).

Pour FEUGUEUR (1954), les Sables d'Aalter devraient cependant figurer au sommet de l'Yprésien dont toute la partie surmontant l'Argile d'Ypres serait l'équivalent du Cuisien du Bassin de Paris.

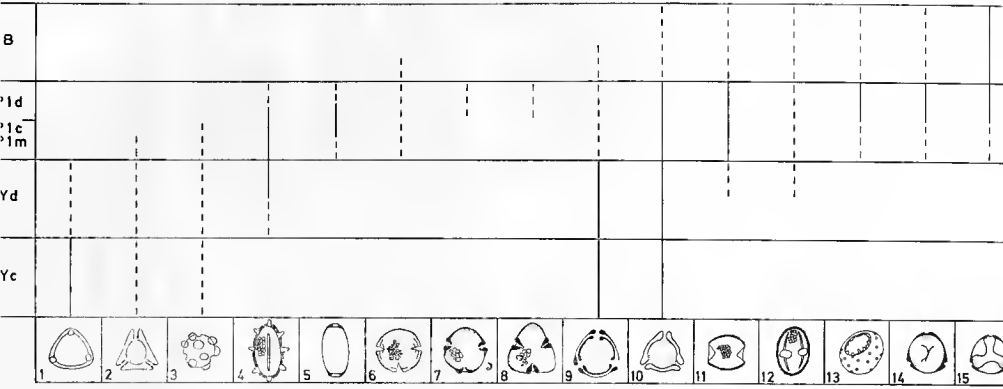
Pour fixer les idées, la stratigraphie des formations de l'Éocène inférieur en Belgique se présente comme suit :

Bruxellien inférieur (B1) (ancien Paniselien sup.)			Sables d'Aalter (P2)
Yprésien supérieur (Y2) (ancien Paniselien inf.)			Complexe d'Aalterbrugge (P1u)
			Sables de Vlierzele (P1d)
			Argile sableuse d'Anderlecht (P1c)
			Argile de Merelbeke (P1m)
Yprésien inférieur (Y1b)		Argile sableuse de Roubaix-Mouscron	Sables de Forest à *Nummulites planulatus* (Yd)
	(Y1a)	Argile d'Ypres (Yc)	

Les limites de ces formations sont indiquées sur la carte ci-jointe. Les points numérotés correspondent aux sondages et affleurements d'où proviennent les échantillons analysés.

* F.N.R.S., Musée de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique.

Source : MNHN, Paris



Répartition stratigraphique des principales espèces polliniques de l'Éocène inférieur.

B. Sables d'Aalter (B1 : faciès paniselien du Bruxellien). — P1d : Sables de Vlierzele. — P1c : Sables argileux d'Anderlecht. — P1 m: Argile de Merelbeke. — Yd : Sables de Forest et Argile de Roubaix-Mouscron. — Yc : Argile d'Ypres.

1. Interpollis supplingensis. — 2. Nudopollis endangulatus. — 3. Pistillipollenites macgregorii. — 4. Spinizono- colpites echinatus. — 5. Diporites iszkaszentgyorgii. — 6. Bombacacidites grandis. — 7. Bombacacidites egelnensis. — 8. Bombacacidites noremii. — 9. Pompeckjoidaepollenites subhercynicus. — 10. Plicapollis pseudoexcelsus. — 11. Dicolpopollis luteticus. — 12. Retitricolporites magnoporotundus. — 13. Milfordia incerta. — 14. Triatriopollenites myricoides. — 15. Triatriopollenites plicatus.

Source MNHN, Paris

Étude palynologique

Les échantillons étudiés sont d'origine marine et sont donc en général plus riches en dinoflagellés qu'en sporomorphes. Néanmoins, la diversité des espèces de pollens rencontrées est suffisante pour se faire une idée du paléoenvironnement végétal et des conditions climatiques qui l'ont façonné.

F. Stockmans, qui a fait l'étude des macrorestes végétaux du Paniselien et du Bruxellien, a conclu, notamment à cause de la présence de nombreux restes de palmiers, au développement d'une phase climatique particulièrement chaude durant ces périodes, mais il lui semblait que la preuve de son existence était d'avantage confirmée par la présence de tortues marines et de nautiles.

La plupart des familles et des genres qui constituent la flore paniselienne se rencontrent actuellement dans les régions chaudes du globe. L'étude palynologique le confirme : elle met aussi en évidence l'abondance des palmiers (*Monocolpopollenites tranquillus* ; *Monocolpopollenites parareolatus* ; *Dicolpopollenites luteticus* ; *Spinizonocolpites baculatus* et *echinatus*) et souligne la fréquence des *Sapotaceae*, des *Restionaceae* (*Milfordia hungarica* et *incerta*) des *Juglandaceae* (*Triatriopollenites engelhardtioides* et *platycaryoides* ; *Caryapollenites triangulus, circulus* et *praesimplex*) et des *Tiliaceae* (*Intratriporopollenites microreticulatus* et *pseudinstructus*). Certaines espèces dont la présence est cependant moins marquée appartiennent à des familles et à des genres qui témoignent de l'apparition d'une phase climatique tropicale ; ce sont :

— des *Apocynaceae* du type *Alyxia* (*Diporites iskaszentgyorgii*)
— des *Bombacaceae* du type *Bombax* (*Bombacacidites noremii*)
— des *Araliaceae* du type *Scheffleropsis* (*Scabratricolporites angki*)
— des *Umbelliferae* des types *heteromorpha* et *Steganotaenia* (*Scabratricolporites carlae* et *schalkii*)
— des *Nyssaceae* du type *Nyssa* (*Psilatricolporites kurschi*)
— des *Oleaceae* (*Retitricolporites moniquae*)
— des *Leguminosae* du type *Camoensia* (*Retitricolporites magnoporotundus*)
— des *Celastraceae* du type *Cassine* (*Retitricolporites crassiexinus*)

ainsi que certains genres de Pteridophytes : *Lygodium, Mohria, Acrostichum.*

Interprétation paléoécologique et paléogéographique

Comme le signale C. Caratini (1975) dans une étude sur des formations détritiques éocènes du sud bordelais, la présence de fruits et de pollens de *Nipa* ainsi que de spores d'*Acrostichum* laissent penser que des mangroves se sont développées à l'Éocène inférieur sur le littoral atlantique de l'Europe. Cet auteur fait cependant remarquer que la répartition des mangroves est surtout fonction de la température des eaux qui les baignent et qu'on ne pourrait donc conclure absolument à l'existence d'un climat tropical chaud et humide à l'endroit où elles se développent.

Certains genres particulièrement caractéristiques des couches paniseliennes permettent de supposer que le bassin belge ne devait pas être fort éloigné de la limite nord de la zone tropicale. L'écologie et la répartition géographique actuelle de quelques-uns de ces genres sont particulièrement intéressants à souligner :

— Nipa : genre de palmier à distribution intertropicale dans le Sud-Est asiatique à climat chaud et humide depuis le delta du Gange jusqu'au Nord de l'Australie.
— Calamus : genre de palmier à distribution intertropicale.
En Afrique : sur la côte occidentale, de la Côte d'Ivoire au Zaïre.
En Asie : de la partie orientale de l'Inde jusqu'au Nord de l'Australie et à la Nouvelle Calédonie.
— Acrostichum : fougère de mangrove dans les zones tropicales humides.
— Sapotaceae : famille à large distribution intertropicale en forêts humides ou en forêts galeries.

Source : MNHN, Paris

— Alyxia : genre tropical d'*Apocynaceae* comportant 120 espèces dont l'aire de distribution s'étend de l'Asie tropicale (Inde, Sud de la Chine, Malaisie) au Nord de l'Australie, à la Nouvelle Calédonie et à la Polynésie.
— Camoensia : genre de Légumineuse de forêt dense au Sud du Niger à l'Angola.
— Bombax : genre à distribution intertropicale en Afrique de l'Ouest et en Asie. En Afrique, une espèce est répandue dans toute la forêt dense humide guinéo-congolaise (*Bombax buonopozense*) et une espèce vit en zone soudanienne dans les savanes boisées situées en bordure de la forêt dense (*Bombax costatum*). Selon Aubréville, c'est la trace vivante de la descente du Nord au Sud en Afrique de l'antique flore laurasienne. Le genre Bombax est surtout bien représenté dans le Sud-Est asiatique (6 espèces). Son aire de distribution va de l'Inde à la Nouvelle Guinée en passant par la Malaisie.

A partir de la période de dépôt des Sables à *Nummulites planulatus* (sommet de l'Yprésien inférieur) et durant tout le Paniselien inférieur, on assiste à un changement floristique peu important du point de vue quantitatif, mais qui est sans conteste révélateur de l'établissement dans le bassin belge d'une influence climatique tropicale. Ce réchauffement limité mais net indique que durant cette période géologique relativement courte, cette région devait se situer à faible distance de la limite nord de la zone tropicale, ce qui correspondrait en Afrique du Nord à une position approximative de l'équateur au niveau des Canaries.

Comparaison avec d'autres bassins sédimentaires d'Europe occidentale

La présence de fruits et de pollen de *Nipa*, marqueur le plus caractéristique des périodes cuisienne et lutétienne, a été signalée dans les différents bassins sédimentaires de l'Ouest de l'Europe.

Dans le bassin de Londres, le pollen de *Nipa* a été trouvé dans les Bagshot et Bracklesham Beds surmontant le London Clay.

En France, *Nipa* a été observé dans le Cuisien du Bassin de Paris, dans les argiles et les sables éocènes de Noirmoutier et de La Sennetière, dans les couches lutétiennes du Bassin de Campbon (Loire atlantique) et dans les sédiments d'âge cuisien du Bassin d'Aquitaine où *Spinizonocolpites* atteint 12 % de représentation dans les spectres polliniques.

Les couches éocènes de la province de Huesca, en Espagne, renferment également *Spinizonocolpites* qui atteint ici 40 % au Cuisien. Ce type de pollen subsiste dans les gisements jusqu'au Lutétien. Le pourcentage élevé de pollen de *Nipa* indique que c'est dans ce bassin qu'au Cuisien ce palmier connaissait des conditions optimales de développement.

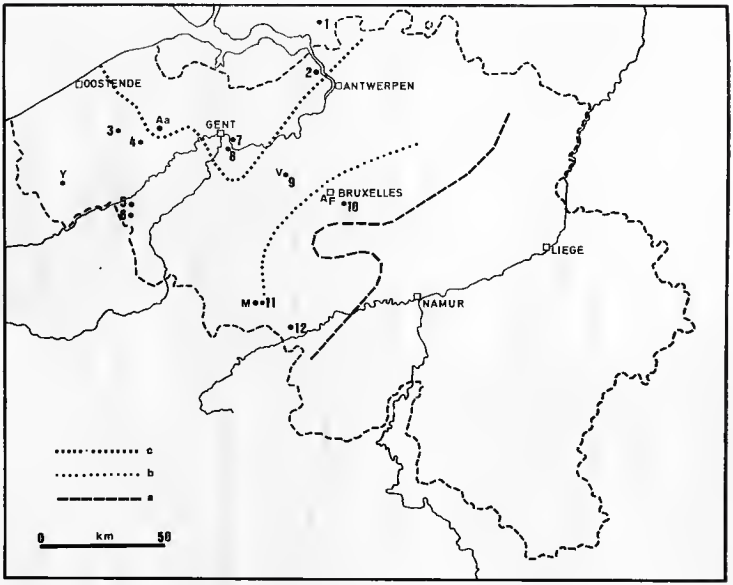
Par contre, en Belgique où le pourcentage atteint au maximum 4 % dans les couches paniseliennes, il devait se situer à la limite nord de son aire de dispersion. Les fruits trouvés dans les sables bruxelliens où on ne trouve plus de *Spinizonocolpites* seraient, comme le pense F. Stockmans, du matériel allochtone amené du Sud par des courants marins.

Stratigraphie

Le tableau ci-joint reprend la distribution stratigraphique des principales espèces polliniques de la période correspondant en Belgique au Cuisien du Bassin de Paris (sensu Feugueur).

Le recul des *Normapolles* qui s'amorce au Landénien supérieur s'accentue à l'Yprésien où quatre espèces sont encore présentes. *Interpollis supplingensis* (1) encore faiblement représenté dans les Sables à *Nummulites planulatus* disparaît au Paniselien dont les couches basales (P1m) renferment encore *Nudopollis endangulatus* (2). *Pompeckjoidaepollenites subhercynicus* (9) disparaît au niveau des Sables d'Aalter tandis que *Plicapollis pseudoexcelsus* (10), encore fréquent au Paniselien, devient plus rare ensuite pour atteindre sa limite de distribution verticale dans l'Argile d'Asse.

Source : MNHN, Paris



a : extension de l'Yprésien inférieur. — b : limite des faciès paniseliens. — c : extension des Sables d'Aalter.

Aa : Aalter. — A : Anderlecht. — F : Forest. — M : Mons. — Y : Ypres.

1 : Woensdrecht (sondage). — 2 : Kallo (sondage). — 3 : Torhout (affleurement). — 4 : Egem (affleurement). — 5 : Lauwe (sondage). — 6 : Aalbeke (sondage). — 7 : Heusden (sondages). — 8 : Melle (sondages). — 9 : Vlierzele (affleurement). — 10 : Overijse (sondage). — 11 : Mont Panisel (affleurement). — 12 : Peissant (affleurement).

Source MNHN, Paris

Pistillipollenites macgregorii (3) fréquent au Landénien supérieur est rare à l'Yprésien. Il atteint cependant au Paniselien le niveau P1c.

Le meilleur marqueur de la période qui nous occupe est *Spinizonocolpites echinatus* (4). Il apparaît dans les Sables à *Nummulites planulatus* surmontant l'Argile d'Ypres et disparaît au sommet du Paniselien inférieur, juste à la base des Sables d'Aalter.

Avec Spinizonocolpites apparaît *Dicolpopollis luteticus* (11) ; cette espèce subsiste jusque dans l'Argile d'Asse (Bartonien).

Diporites iskaszentgyorgii (5) est le marqueur type délimitant le Paniselien inférieur. Il est présent dans l'Argile de Merelbeke (P1m), est plus fréquent dans l'Argile sableuse d'Anderlecht (P1c), puis se raréfie dans les Sables de Vlierzele (P1d) pour disparaître au niveau du complexe d'Aalterbrugge (P1n).

Retitricolporites magnoporotundus (12) apparu dans les Sables à *Nummulites planulatus*, disparaît dans les Sables d'Aalter.

D'autres espèces telles *Milfordia incerta* (13) *Triatriopollenites myricoides* (14), *Triatriopollenites plicatus* (15) marquent bien la base du Paniselien mais subsistent plus longtemps, la première atteignant même le Tongrien inférieur (Sables de Grimmertingen).

Enfin, deux espèces de *Bombacacidites*, *Bombacacidites noremii* (8) et *Bombacacidites egelnensis* (7) sont limitées aux Sables de Vlierzele (P1d).

Conclusions

Une phase climatique tropicale s'est développée au Cuisien en Europe occidentale depuis le Bassin de Londres jusqu'en Espagne où, sur les bords de la Téthys, elle se manifeste de façon plus marquée.

Cette phase chaude optimale apparaît également dans le bassin belge où la présence de *Nipa* n'est pas le seul témoin de la chose.

Certes, la flore paniselienne présente un caractère plutôt subtropical mais elle renferme des éléments dont les aires de distribution actuelles sont toutes intertropicales, notamment *Bombax*, *Calamus*, *Alyxia*, *Camoensia*, *Nipa*, *Acrostichum* et divers genres de *Sapotaceae*.

A l'époque cuisienne le bassin belge devait, selon nous, se situer à la limite nord de la zone tropicale.

Du point de vue stratigraphique, les meilleurs marqueurs de la période sont *Spinizonocolpites* qui apparaît avec le dépôt des Sables à *Nummulites planulatus* (Y1b) et disparaît au sommet du Paniselien inférieur (P1n), *Diporites* marqueur type du Paniselien inférieur et *Bombacacidites noremii* caractérisant uniquement les Sables de Vlierzele (P1d).

LISTE DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS LES FORMATIONS ÉTUDIÉES

Sporites

Leiotriletes adriennis
Leiotriletes microadriennis
Triplanosporites sinuosus
Cicatricosisporites dorogensis
Camarozonosporites heskemensis
Laevigatosporites haardti
Laevigatosporites discordatus

Pollenites

Pityosporites div. fsp.
Inaperturopollenites hiatus
Sparganiaceaepollenites reticulus
Milfordia hungarica
Milfordia incerta
Diporites iszkaszentgyorgii
Pompeckjoidaepollenites subhercynicus

Source : MNHN, Paris

Nudopollis endangulatus
Plicapollis pseudoexcelsus
Interpollis supplingensis
Triporopollenites robustus
Triatriopollenites platycaryoides
Triatriopollenites engelhardtioides
Triatriopollenites myricoides
Triatriopollenites plicatus
Triatriopollenites belgicus
Triatriopollenites rurensis
Subtriporopollenites constans
Subtriporopollenites anulatus
Caryapollenites triangulus
Caryapollenites circulus
Caryapollenites praesimplex
Intratriporopollenites microreticulatus
Intratriporopollenites pseudinstructus
Pistillipollenites macgregorii
Monocolpopollenites tranquillus
Monocolpopollenites parareolatus
Spinizonocolpites echinatus
Spinizonocolpites baculatus
Dicolpopollis luteticus
Scabratricolpites microhenrici
Retitricolpites henisensis eocenicus
Retitricolpites henisensis oligocenicus
Psilatricolporites cingulum fusus
Psilatricolporites cingulum oviformis
Psilatricolporites kruschi
Scabratricolporites angki
Scabratricolporites carlae
Scabratricolporites schalkii
Clavatricolporites iliacus
Striatricolporites sittleri
Striatricolporites taugourdae
Retitricolporites oleoides
Retitricolporites moniquae
Retitricolporites crassiexinus
Retitricolporites magnoporotundus
Bombacacidites noremii
Bombacacidites grandis
Bombacacidites europaeus
Bombacacidites egelnensis
Psilastephanocolporites rochei
Psilastephanocolporites obscurus
Psilastephanocolporites manifestus
Psilastephanocolporites mimusopsoides.

BIBLIOGRAPHIE

Caratini, C. (1975). — Palynologie de deux formations détritiques éocènes dans le sud Bordelais (Gironde). *B.S.G.F.* (7), XVII, n° 5.

Deconinck, J. (1975). — Microfossiles à paroi organique de l'Yprésien du bassin belge. *Serv. géol. Belgique.* P.P. n° 12.

Feugueur, L. (1951). — Sur l'Yprésien des bassins belge et français et sur l'âge des Sables d'Aeltre. *Bull. Soc. belge de Géol. Paléont. Hydrol.* t. LX. f. 2 : 216-242.

Gulinck, M. (1965). — Aperçu général sur les dépôts éocènes de la Belgique. *Bull. Soc. géol. France,* 7e sér. t. VII.

Gruas-Cavagnetto, C. (1978). — Étude palynologique de l'Éocène du bassin anglo-parisien. *Mém. Soc. géol. France.* Nlle sér. t. LVI. mém. 131.

Haseldonckx, P. (1972). — The presence of Nypa palms in Europe : a solved problem. *Geologie en Mijnbouw,* vol. 51 (6).

Leriche, M. (1937). — Sur l'Yprésien marin des bassins anglais, belge et parisien et sur les Sables d'Aeltre. *C. r. sommaires de la Société géol. de France,* f. 1-2.

Ollivier-Pierre, M. F. et Durand, S. (1969). — Observations nouvelles sur la présence du pollen de palmier Nypa dans l'Éocène de l'Ouest de la France et du Sud de l'Angleterre. *Soc. géol. minér. Breatagne.* sér. C. t. 1 f. 1.

Stockmans, F. et Willière, Y. (1943). — Palmoxylon paniseliens de la Belgique. *Mém. Mus. roy. Hist. nat.* n° 100. Bruxelles.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

1. Leiotriletes adriennis (type *Acrostichum*). — 2. Pompeckjoidaepollenites subhercynicus. — 3. Plicapollis pseudoexcelsus. — 4. Diporites iszkaszentgyorgii (*Alyxia*). — 5.6. Spinizonocolpites echinatus (*Nipa*) 7. Dicolpopollis luteticus (*Calamus*). — 8. Bombacacidites noremii (*Bombax*). — 9. Bombacacidites egelnensis.

Source : MNHN, Paris

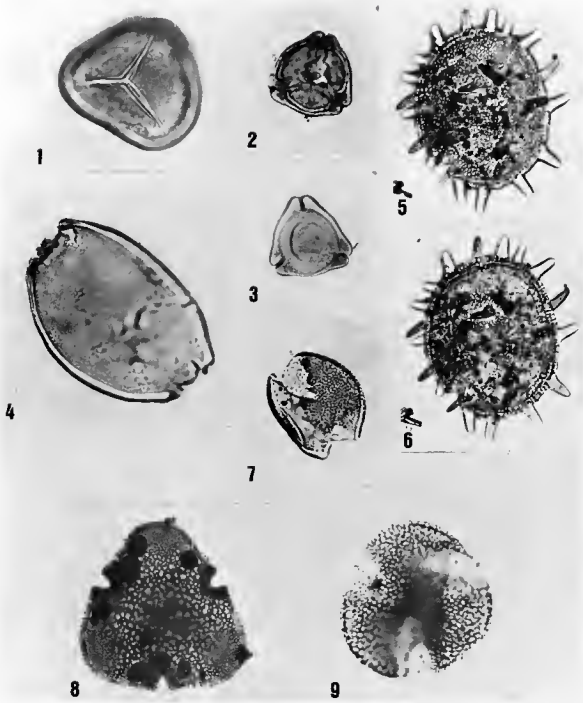


PLANCHE 1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PALÉOCLIMATS DU SECONDAIRE ET DU PRIMAIRE

PEUT-ON ESTIMER L'ÉVOLUTION DES CLIMATS JURASSIQUES ET CRÉTACÉS D'APRÈS LA PALYNOLOGIE ?

PAR

Yves Reyre *

Résumé. — Devant l'impossibilité presque totale de se rapporter à des espèces précises d'aujourd'hui, l'investigation climatique du Crétacé, et plus encore du Jurassique, ne peut être faite qu'à travers les estimations éco-climatologiques moyennes, dans le monde actuel, des biotopes les plus favorables à l'épanouissement des groupes végétaux (familles le plus souvent) palynologiquement reconnus dans les sédiments. Ces estimations à partir de la phytosociologie actuelle sont donc discutées pour les groupes les plus répandus au Jurassique ou au Crétacé et toujours largement présents (Filicales diverses, Cycadacées, Araucariacées, Podocarpacées, Pinacées, Ephédracées, Palmées, Protéacées). Puis est recherché le message paléoclimatique de groupes aujourd'hui complètement éteints (Cheirolepidiacées, Angiospermes ayant fourni les pollens Normapolles, les « triprojectate » et les « oculata »).

Fondé sur la chronologie des apparitions des groupes significatifs ainsi que sur les différences régionales (qualitatives ou quantitatives), un schéma descriptif et évolutif des climats est ensuite esquissé : à la chaude et humide monotonie des climats du Jurassique, époque où les différences régionales ne sont toutefois pas inexistantes, fait suite, à partir du Barrémien, une évolution où d'abord l'humidité semble avoir varié, puis la température, ce qui a entraîné une zonation latitudinale, bien moins marquée qu'aujourd'hui, et pourtant de plus en plus sensible.

Summary. — Because the almost impossibility to refer to species precisely identified, the palynopaleoclimatological research for the jurassic and cretaceous times can be engaged only according to the eco-climatological distribution (in the present time) of the families palynologically recognizable in the sediments. These distributions are analysed for determining what is the climatic « climax » of each group and what are its maximum extensions (Filicales, Cycadaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Pinaceae, Ephedraceae, Palmeae, Proteaceae). In addition paleoclimatological significations of different fossils groups (Cheirolepidiaceae, Normapolles, Triprojectate and Oculata pollens) are discussed.

According to the provincial and chronological events, the evolution of the jurassic and cretaceous climates is briefly estimated : after the long and dull period of the hot and wet jurassic climates begin on and after the Barremian time slow regional modifications of wetness at first, of temperature after, which were the way of a latitudinal climatic zonation more and more discernible.

I. — Introduction

Tant en ce qui concerne la répartition planétaire des masses continentales que leur peuplement biologique, on peut dire qu'avec le début du Jurassique c'est un univers très ancien qui commence à disparaître alors qu'à la fin du Crétacé la planète d'aujourd'hui est déjà préfigurée.

* Laboratoire de Géologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Biologiquement, ces 120 millions d'années auront été capitales : s'y succèdent en effet les grandes conquêtes physiologiques qui jalonnent les évolutions animale et végétale : à l'orée du Jurassique, les Reptiles mammaliens sont relayés par les Mammifères primitifs mais homéothermes ; au Jurassique terminal, apparaît la plume d'oiseau ; au Crétacé inférieur, la vraie fleur d'Angiosperme ; au Crétacé moyen, la feuille caduque ; enfin, au crépuscule du Crétacé, disparaissent les grands Sauriens poïkylothermes tandis que les Marsupiaux sont définitivement supplantés par les Placentaires. Ces conquêtes physiologiques étaient-elles inexorablement inscrites dans une histoire prédestinée de l'évolution ou ont-elles été induites par adaptation à des environnements changeants ? Grande question philosophique qu'on ne saurait discuter sans mettre en parallèle chronologique ces événements et l'évolution climatique de cette période capitale qu'est le Jurassique-Crétacé.

Justement ces 120 millions d'années — les 75 du Crétacé notamment — ont vu se dérouler quelques-uns des plus grands événements géographiques planétaires qui auraient dû, à priori, radicalement modifier les climats du globe. Or, synthétisant de nombreuses estimations fondées sur la sédimentologie principalement (ceintures récifales, ceintures évaporitiques, charbons, nature des argiles, etc...), le paléoclimatologue M. Schwartzbach (1963) écrit : « l'ère mésozoïque... révèle des conditions climatiques qui bien qu'assez variables, furent suffisamment uniformes pour qu'on puisse considérer l'ère comme un Tout ». Quels que soient les étages du Jurassique ou du Crétacé, la méthode O^{18} indique en effet des paléotempératures marines ne descendant jamais au-dessous de 15°, même sous des latitudes très élevées (Alaska : 17°C au Callovien). Presque toujours ces paléotempératures se situent entre 20 et 27°C, correspondant globalement à celle des zones subtropicales actuelles, et sur les anciennes plates-formes marines se trouvant aujourd'hui au-dessus de 40° de latitude, les températures calculées se situent en moyenne à 10°C au-dessus de celles des mers les bordant actuellement.

Sur les continents les preuves sédimentologiques de climat froid sont inexistantes sur toute la planète. Seuls les caractères aride et humide de climat chaud se perçoivent à des périodes ou dans des régions plus ou moins disparates. En résumé, on sait que le climat du Jurassique-Crétacé a été dans l'ensemble chaud et qu'il a peu varié. Tâche ingrate donc que s'assigne la palynologie d'en percevoir par ses propres moyens l'évolution générale ! A vrai dire, l'ambition ne sera pas ici de chiffrer cette évolution en détail, mais seulement de rechercher quels sont les moyens de l'estimer globalement. Redoutable pari tout de même car, nous le savons déjà, c'est à l'intérieur d'une palette climatique (correspondant aux actuels tropical, sub-tropical et tempéré chaud) relativement restreinte qu'il s'agira de faire la différence, tous les degrés d'humidité étant à envisager.

Un raisonnement palyno-climatologique particulier.

Pour délicate qu'elle soit dans la pratique, lorsqu'il s'agit de Plio-Pleistocène, la technique palyno-paléoclimatologique est dans son principe simple : on essaie de retrouver dans les sédiments des pollens correspondant à des espèces-guides éprouvées ou, à défaut, de reconstituer les flores et, par comparaison avec l'écologie et les associations des végétaux actuels, de cerner le paléoclimat. Ceci est réalisable parce que de nombreuses espèces actuelles se retrouvent dans le Tertiaire récent. Mais plus on recule dans le temps, plus on rencontre de pollens dont la provenance botanique est incertaine puis inconnue, les essences productrices ayant disparu. Maintenir, en vertu de la rigueur, un raisonnement « spécifique » donnerait donc raison à Krausel (1961) selon qui « avec le Tertiaire basal finit » (en reculant dans le temps) « l'étude des paléoclimats basée sur la taxonomie végétale, quelques exceptions mises à part ». Si, en effet, la quasi-totalité des espèces vivant au Mésozoïque ont disparu, il se trouve par contre — chance ou malchance ? — que grâce à des espèces-reliques ou à des espèces différentes mais voisines, bon nombre de familles importantes du Jurassique et du Crétacé se sont maintenues jusqu'à nos jours, ceci sous les climats refuges qu'on peut estimer à priori comparables à ceux qui les ont vu s'épanouir. Et la palynologie sait reconnaître la plupart de ces familles. Mais que vaut une estimation paléoclimatique à partir de considérations aussi vagues que les répartitions familiales ? La première question venant à l'esprit à ce sujet est en effet la suivante : l'écologie moyenne actuelle d'un taxon botanique aussi vaste a-t-elle été toujours la même ?

C'est justement à propos de tout un groupe (et non pas d'une espèce) apparu au début du Juras-

Source : MNHN, Paris

sique que H. Gaussen (1944), malgré un doute de principe, émet une opinion qui peut servir de référence positive à la recherche paléoclimatique ancienne : « La persistance de certains types jusqu'à nos jours, écrit-il, semble indiquer que, aux endroits où des Cycadacées se sont conservées, les conditions de climat sont restées à peu près les mêmes qu'aux temps géologiques ; mais il faut être très prudent dans ces affirmations car les espèces n'ont pas toujours la même biologie et le climat n'a pas été toujours constant ». Autrement dit on peut admettre, s'agissant de groupes très anciennement apparus et très longuement fixés que l'extension bio-climatique globale était comparable à celle qu'on observe aujourd'hui. Plusieurs facteurs détermineront donc la fiabilité paléo-climatique d'une famille : sa représentation suffisante (en nombre d'espèces) dans le monde actuel ; le caractère plus ou moins restreint de son extension bio-climatique maximum ; la possibilité de désigner à son sujet un « climax » actuel sous lequel la famille montre un évident épanouissement sociologique (en nombre d'espèces notamment). Rappeler, pour chaque famille (ou genre parfois) palynologiquement reconnues au Jurassique-Crétacé, à la fois ce « climax » et cette « extension climatique maximum » sera donc le préalable indispensable à la véritable opération de restitution paléoclimatique. La réflexion et les constatations actuelles conduisent en effet à admettre que sous les climats-limites de présence d'un genre ou d'une famille, la représentation palynologique du taxon est faible et peu diversifiée. Dans l'interprétation des climats régionaux anciens, on admettra donc que quelques rares individus d'un taxon ne peuvent tout au plus laisser évoquer que ce climat-limite. Par contre, plus les pollens rattachables à un genre ou une famille seront divers et nombreux, plus la condition actuellement favorable au groupe en question (« climax ») sera évocable.

Restent évidemment tous les pollens correspondant à des groupes botaniques aujourd'hui disparus et dont il est très difficile de percevoir les significations paléoclimatiques. Nous verrons que pour quelques-uns d'entre eux, une certaine estimation est malgré tout possible à partir soit de caractères physiologiques, soit de considérations sédimentologiques ou géographiques les concernant.

Enfin, il est bien rare (pour ne pas dire exclu) qu'un sédiment fossilifère livre des pollens ne provenant que d'un seul groupe. Presque toujours, on devra donc estimer les paléoclimats par superposition compilée des indications déduites de chaque groupe. Opération avantageuse car permettant en principe 1) d'amoindrir l'incertitude tenant au doute fondamental exprimé par la plume d'H. Gaussen (voir ci-dessus), 2) d'améliorer en précision le diagnostic paléoclimatique. Opération pleine de risques cependant : quel sera le groupe le plus fiable en cas d'indications opposées ? Mais on ouvre là une question à la fois sédimentologique et écologique délicate, liée au fait qu'un contenu palynologique n'est la plupart du temps que la traduction ponctuelle d'une statistique régionale : or une région même petite peut fort bien montrer des climato-écologies sensiblement différentes : plaine/montagne ; marécages au sein d'un pays sec ; littoral humide/hinterland sec, etc... Surtout au Jurassique-Crétacé — peu de charbons paraliques, pas de tourbières, sols et abris sous roche disparus — où presque toute l'information palynologique provient de sédiments détritiques fins (qu'ils soient deltaïques, littoraux ou de marges continentales), le diagnostic palyno-paléoclimatique prendra souvent des formulations des genres suivants : « climat tropical à aires humides développées et aires sèches » ou bien « climat humide chaud à tempéré ». Parfois cependant, en cas d'uniformité régionale, on pourra diagnostiquer : « chaud et sec » ou bien « tempéré chaud », les différentes formules dépendant 1) de la diversité climato-écologique des régions, 2) de l'ampleur géographique des surfaces drainées.

II. — Groupes et familles encore représentés aujourd'hui

Nous les considérerons dans l'ordre admis de l'évolution qui, remarquons-le, est globalement compatible avec l'ordre chronologique d'apparition palynologique.

Après les Ptéridophytes dont le climax et l'incontestable dominance sociologique sont au Jurassique, on considérera les Cycadacées apparues à l'orée du Jurassique, puis les Conifères, Araucariacées, Cupressacées et Podocarpacées, les Ephédracées vraies apparues au Barrémien, les Pinacées-Abiétacées apparues au Crétacé moyen, enfin les Protéacées et les Palmées développées à partir du Sénonien. Mention sera faite aussi de Angiospermes paléobotaniquement identifiées dans le Crétacé d'Europe et d'Amérique du Nord.

Source : MNHN, Paris

Les Ptéridophytes.

Contrairement au Trias, le Jurassique fait apparaître au fil des temps un certain nombre de spores morphographiquement très proches (voire identiques) de spores actuelles. Selon les époques, 10 à 20 % des spores recensées peuvent ainsi être attribuées avec vraisemblance à une famille, parfois un genre donnés. Paléoclimatiquement on pourra donc utiliser deux types d'informations : pour les 10 à 20 % de taxons qualitativement reconnus, l'information écologique actuelle (tableau 1) ; pour

TABLEAU 1. — Climato-géographie actuelle des Ptéridophytes palynologiquement identifiables au Jurassique ou au Crétacé.

TAXON PALYNOLOGIQUES	TAXONS BOTANIQUES ÉVOQUÉS	« CLIMAX » ET EXTENSIONS CLIMATIQUES MAXIMUM
Todisporites	Osmondacées	40 espèces tropicales à tempérées
Osmundacidites		
Dictyophyllidites	Matoniacées	tropicales à subtropicales
Matonisporites		
Marattisporites	Marattiacées	200 espèces tropicales à sub-tropicales ; Marattia : 60 espèces tropicales
Gleicheniidites	Gleicheniacées	130 espèces tropicales à subtropicales, essentiellement australes ; quelques-unes tempérées dans l'hémisphère sud.
Cyathidites	Dicksoniacées	tropicales (surtout australes) ; quelques espèces implantées au Canaries et au Portugal, donc pouvant être sub-tropicales.
	Cyatheacées	700 espèces, souvent arborescentes, tropicales humides
Contignisporites		
Duplexisporites	Schizéacées (?)	pan-tropicales
Klukisporites		
Cicatricosisporites	Anemia (Schizéacée)	tropical américain
Leptolepidites	Lygodium (Schizéacée)	tropical à sub-tropical, souvent dans les endroits ensoleillés
Concavissimisporites		
Lycopodiumsporites	Lycopodiacées	750 espèces assez ubiquistes
Deltoidospora	Weichselia reticulata	fossile d'affinité Matoniacées (sols humides à forte insolation : K. L. Alvin)
Balmeisporites		
Arcellites	Marsiliacées	fougères d'eau tropicales
Pyrolobospora		
Lycostrobus	Slaviniacées	—
Thomsonia		
Minerisporites	Selaginellacées	ubiquistes

l'ensemble des spores, une statistique de diversité spécifique (globale ou par famille/genre) selon les types climatiques actuels (tableau 2). Ces deux tableaux ont été dressés à partir de monographies génériques, familiales ou de floristique régionale qu'on ne citera pas ici mais qui font autorité. Le second permet notamment de voir que statistiquement dans le monde actuel les diversités générique et spécifique globales sont plus fonction de l'humidité que de la chaleur. Si on se fie au rapport nombre d'espèces/nombre de genre (qui se traduit palynologiquement par nombre d'espèces morphographiques subtilement distinguées/nombre de types déjà bien cernés) on tient, semble-t-il, un bon indice d'humidité

Source : MNHN, Paris

ambiante. Par contre, plus un tel indice provient de numérateurs et de dénominateurs élevés, plus on peut penser que le climat était chaud. Autrement dit, statistiquement quelques rares types morphologiquement séparés et ne présentant pas, chacun, de formes affines révèleraient un climat plutôt sec ; un assez grand nombre de types groupant chacun plusieurs formes affines révèlerait un climat humide mais pas forcément chaud ; un très grand nombre de types groupant chacun des formes affines révèlerait un climat très chaud et très humide.

TABLEAU 2. — Répartition climato-géographique des familles actuelles de Ptéridophytes.

Régions Climats	Europe centr. tempéré froid pluvieux	Corse méditerranéen montagnard	Crète méditerranéen sec	Nord Nigéria tropical à saison sèche	Nlle Calédonie tropical océanique	Cameroun tropico-équat. humide	Malaisie équatorial humide
Espèces	130	67	37	40	244	263	421
Genres	29	27	20	26	74	73	111
Familles	17	17	14	17	26	27	36
nbre espèces nbre genres	4,8	2,5	1,85	1,54	3,3	3,6	3,8
Isoetales	12	2	1	1		1	
Selaginelles	5	1	1	1	6	15	
Salviniales				1	1	1	
Marsiléales				1	1	1	
Azolla						1	(australe)
Lycopodiales	11	1(?)		1	15	11	
Ophioglossal.	11	1	1	3	3	3	
Marattiales					3	1	(australe)
Osmundacées	1	1	1	1	1	1	
Gleicheniac.					6	1	
Cyathéacées					10	3	
Schizéacées					12	2	

TOUTES FAMILLES

FAMILLES PRÉSENTES AU JURASSIQUE-CRÉTACÉ

Cette approche statistique est évidemment globale et grossière. Elle est à compléter par le renseignement taxonomique, surtout pour l'estimation du chaud/froid. Les meilleures références sont, bien sûr, les familles exclusives : Marattiacées, Gleichéniacées, Cyatheacées, Schizéacées, Dicksoniacées, Marsiléacées ; pour le chaud humide, forte représentation des Ophioglossacées, Isoetacées et Lycopodiacées pour le tempéré.

Les Cycadacées.

L'inconvénient de cette famille largement développée au Jurassique tient au fait que ses pollens, si particuliers dans le monde actuel, sont dans le monde ancien très difficiles à discerner d'autres pollens

Source : MNHN, Paris

attribuables à des Bennettitales ou des Ginkgoales fossiles (E. MASURE, 1976). Cette réserve étant faite, « le groupe existe actuellement dans les pays tropicaux ou sub-tropicaux et aux endroits arides et rocheux où on ne trouve guère d'autres végétaux : en somme, là où la concurrence est faible. C'est un caractère très habituel chez les groupes très anciens » (H. GAUSSEN, 1944). Globalement vraie, cette diagnose mérite un commentaire : d'abord certains *Cycas* vivent aujourd'hui dans des milieux très humides (*C. thouarsii* à Madagascar ; *C. revoluta* à La Réunion), donnant même parfois de grosses graines transportées par l'eau. Leur préférence globale pour les « endroits arides et rocheux » ne semble donc pas due à un rejet par la concurrence (puisque certaines espèces font toujours leur place dans des zones humides à forte densité végétale) mais à une préférence écologique probablement originelle. L'abondance fossile des Cycadacées témoigne donc probablement de climats chaud à très chaud (sub-tropical à tropical), non pas arides mais peu humides. Le groupe semble avoir été en tout cas plus sensible aux abaissements de chaleur qu'aux abaissement d'humidité. C'est peut-être ce qui explique sa présence palynologique épisodique depuis le Lias très inférieur où il apparaît, jusqu'au Crétacé moyen et sa chute spectaculaire à partir du Cénomanien inférieur dans la plupart des régions se trouvant aujourd'hui au Nord de 40° de latitude Nord tandis que les *Ginkgopollenites* s'y sont au contraire maintenus.

Les Araucariacées.

Les deux genres restants (*Agathis* et *Araucaria*) sont répartis à travers les régions tropicales et sub-tropicales de l'hémisphère sud. C'est le climat chaud humide mais doux (sans différence saisonnière ou jour/nuit très marquée) qui semble être le « climax » du groupe (18 espèces en seule Nouvelle-Calédonie).

Le groupe occupe toutefois un assez grand espace climato-écologique : en Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle Guinée, on le trouve depuis le bord de mer marécageux jusqu'à 2.000 mètres. En Australie, *Araucaria cunninghami* D. Don existe à 2.400 mètres en compagnie de *Eucalyptus drepanophylla*. *A. brasiliensis* A. Rich. supporte à 1.200 mètres, dans le Nord de l'Argentine, des baisses de température atteignant — 8°C mais uniquement dans les régions où la saison sèche ne dépasse pas deux mois. Une autre espèce à large extension climato-écologique est l'*Araucaria bidwellii* Hook qui, épanouie sous les climats chauds et humides de l'Est australien (de 100 à 1.100 m d'altitude), s'adapte tout à fait aux climats méditerranéens de ce continent.

En résumé, palynologiquement, il est permis de penser qu'abondance et diversité de pollens d'Araucariacées témoignent de climats tropicaux humides, de type océanique, à différences saisonnières peu marquées. Peu de pollens peu variés devraient statistiquement indiquer soit des climats subtropicaux à saison sèche peu marquée, soit des climats tempérés chauds mais là aussi sans saison sèche prolongée. Enfin associés à des essences globalement plus xérifiques (Cycadacées) ou des pollens très peu diversifiés attribuables à des Podocarpacées, ils pourraient suggérer l'existence de climats tropicaux á subtropicaux montagnards.

Répandus sur toute la terre depuis le Lias moyen, les pollens d'Araucariacées trouvent un premier épanouissement au Dogger puis au Jurassique supérieur, au Sahara notamment, décroissant en Europe dès l'Aptien, se maintenant par contre en Afrique intertropicale pendant le Tertiaire et naturellement jusqu'à nos jours dans les régions australes.

Les Cupressacées.

On distingue assez facilement deux types polliniques attribuables l'un au genre *Sequoia* (ou des genres proches disparus), l'autre à un ensemble *Cupressus*, *Juniperus*, *Chamaecyparis* peut-être (*Thuya* n'est pas connu au Secondaire). Comme pour les Araucariacées, seule la microscopie électronique à balayage permet de distinguer des espèces qu'il est d'ailleurs quasiment impossible de rattacher à des taxons botaniques plus précis. Inconvénient peu important paléoclimatiquement car la climato-écologie moyenne des différents genres se superpose, en gros du moins. A part les *Sequoia* qui devaient déjà vivre dans des milieux ayant la même « atmosphère douce et nébuleuse du voisinage du Pacifique » (H. GAUSSEN, 1968), les autres Cupressacées sont dans l'ensemble adaptées soit à des climats à saison sèche, soit à des terrains rocheux. Ce n'est donc pas la température qui détermine l'aire d'exten-

Source : MNHN, Paris

sion des Cupressacées, mais un certain caractère xéritique (au moins saisonnier) du milieu. Dominants dans les climats méditerranéens (donc tempérés chauds et assez secs), « c'est une loi générale que lorsqu'on passe de la steppe plus ou moins désertique à la forêt, on voit des Genévriers faisant une transition progressive entre les deux » (H. Gaussen, 1968). Palynologiquement, un enrichissement qualitatif et quantitatif en Cupressacées (non *Sequoia*) devrait donc traduire soit un passage au « chaud à tempéré chaud assez sec », soit l'existence avoisinante d'aires à tendance sèche, soit à la rigueur — tout dépendant du contexte palynologique — à un climat « tempéré froid mais pas humide en permanence ». Les pollens de Cupressacées existent épisodiquement partout depuis le Lias inférieur.

Les Podocarpacées.

Au contraire des Cupressacées, c'est l'abaissement de la chaleur humide qui limite leur extension géographique. Les 12 genres recensés vivent en pays tropical humide, soit dans des zones côtières comme le *Podocarpus madagascarensis* Baker, soit, cas de loin le plus fréquent, dans des forêts d'altitude fraîches et peu ombrophiles (jusqu'à 2.000 mètres selon l'importance régionale de la saison sèche). Les pollens les plus crédiblement attribués aux Podocarpacées sont ceux du genre *Podocarpidites* Cookson ex Couper, 1953 et certains *Alisporites* Daugherty, 1941. Abondants en Australie et en Afrique du Sud dès le Trias terminal, présents dans le Jurassique et le Crétacé d'Argentine, ils existent en faible nombre et épisodiquement dans le Jurassique et le Crétacé d'Europe mais sont rarissimes au Sahara, tandis que dans les bassins du Golfe de Guinée (comme dans le Nord du Brésil d'ailleurs) le genre *Alisporites* ne se rencontre que pendant le bref épisode (probablement barrémien inférieur) à *Dicheiropollis etruscus*.

D'après la climato-écologie des Podocarpacées actuelles, des contenus palynologiques riches en espèces des deux genres-types cités devraient signifier l'existence de climats tropicaux humides ou de climats tropicaux montagnards sans saison très sèche.

Les Pinacées-Abietacées.

Bien que certains *Alisporites* aient pu être produits par des Pinacées primitives, seuls les *Abietineaepollenites* Potonie et *Pinuspollenites* Raatz qu'on rencontre dès le Cénomanien en Europe et en Amérique du Nord correspondent avec grande probabilité à cette famille. Il s'agit toutefois aujourd'hui d'une famille s'étendant du très froid au sub-tropical et du très humide au sec. Sa signification paléoclimatique globale est donc faible : elle implique seulement l'impossibilité de climats trop chauds ou trop arides. Il n'en est peut-être pas de même des *Cedripites* Woodehouse apparaissant dès le Cénomanien au Canada et correspondant avec beaucoup de probabilité au genre *Cedrus*. La présence simultanée de ces trois types polliniques indique tout de même un rafraîchissement très probable, un climat de type tempéré tout au moins.

Les Ephedracées.

La morphologie très spéciale (polyplicate) du pollen permet de les reconnaître sans doute possible lorsque la plicature est parallèle à l'axe (véritables *Ephedripites* Bolkhovitina apparus au Barrémien inférieur dans la zone intertropicale). Au Crétacé moyen-supérieur, ces pollens sont très souvent associés à d'autres types de polyplicates (à plicature hélicoïdale notamment : *Gnetaceaepollenites* Thiergart, *Equisetosporites* Daugherty emend Singh, *Singhia* Srivastava) qui sont aussi probablement des pollens d'Ephedrales disparues.

Même si quelques espèces vivent dans la plaine russe (l'une dépassant le cercle arctique) et malgré l'existence d'une espèce bretonne, c'est dans le climat méditerranéen (tempéré chaud) sub-aride que le genre actuel a de toute évidence son « climax ». Quant au fossile vivant sud-africain *Welwitschia mirabilis*, c'est en milieu désertique très chaud qu'il s'est maintenu. D'après la biologie actuelle, on peut donc utiliser les *Ephedripites* comme critère d'assèchement climatique allant de pair avec une élévation des températures diurnes et une alternance saison peu humide/saison sèche. S. K. Srivastava (1968) conteste cette utilisation sur la foi de leur présence dans le Crétacé canadien à côté d'essences manifestement hydrophiles. Notons toutefois qu'il ne s'agit pas là de véritables *Ephedripites* mais de

Source : MNHN, Paris

pollen de la seconde catégorie décrite. Épisodiquement présents le long du Golfe de Guinée jusqu'au Paléocène compris, ils sont présents en Asie centrale mais rares en Europe... sauf beaucoup plus tard, en France, au moment du dépôt des évaporites oligocènes ! On note enfin leur très grande diversité et dominance dans l'Albien de la marge atlantique nord-africaine (sites D.S.D.P. n° 369 et 370) c'est-à-dire à une latitude correspondant au maximum actuel de diversité et de peuplement.

Les Angiospermes.

Même en mettant à part les *Eucomiidites* Erdtman trop incertains et les premiers monocolpés à exine angiospermique, pollens de Monocotylédones d'affinité trop inconnue, les attributions botaniques des pollens angiospermiques vrais qui se succèdent depuis le Barrémien sont presque toujours très hypothétiques.

C'est en Europe occidentale et dans le Sud des États-Unis qu'on trouve les tricolpés les plus anciens (Barrémien supérieur). Puis en Europe septentrionale, en Afrique occidentale et en Amérique du Sud à l'Aptien, depuis l'Alaska jusqu'en Australie à l'Albien (O. W. Kremp, 1978). Faut-il tirer de cette expansion latitudinale une conclusion paléoclimatique ? Pas d'évolution spectaculaire en tout cas : dans toute cette période, le monde continue d'être uniformément chaud avec des aires humides et des aires arides. Pourtant les *Classopollis* et les *Araucariacites* commencent à faiblir d'abord en Europe-Amérique du Nord, puis dans l'actuelle zone inter-tropicale. Simple remplacement de flore ? Au bénéfice de quelles Angiospermes ? Les pollens le disent difficilement. En Afrique occidentale, on évoque les Amaranthacées et les Caryophyllacées dès le Cénomano-Turonien, les Myrtacées au Sénonien inférieur, les Protéacées au Sénonien supérieur. Enfin, les Palmiers qui existent depuis le Crétacé moyen prennent une grande expansion à partir du Sénonien. Dans cette succession, E. Boltenhagen et M. Salard-Cheboldaeff (même ouvrage) voient une évolution du « chaud sec » au « tempéré chaud assez sec » [1].

En Amérique du Nord (côté atlantique) et en Europe commence le règne des Normapolles qui n'évoquent aucune famille actuelle précise mais à propos desquels on peut malgré tout faire une approche climato-écologique. En effet, ces Normapolles atteignent leur diversité maxima à l'Éocène inférieur et ils sont nombreux dans le London Clay qui contient aussi de nombreuses plantes fossiles par considération générale desquelles E. M. Rein et M. E. Crandler (1933) avaient estimé une température moyenne de 22 à 23° (la température moyenne de l'actuelle Nouvelle-Calédonie serait à peine supérieure). Cependant, d'autres indications inclinent à penser que les Normapolles ont pu apparaître puis s'épanouir (en altitude ?) sous un climat plus tempéré : le fait est que tant en Europe que dans la partie atlantique des États-Unis, on a trouvé dès le Cénomanien des macrofossiles de Magnoliacées, de Platanacées, de Myrtacées tandis que dans le Sud de l'Oural, N. A. Bolkhovitina (in J. S. Penny, 1969) aurait trouvé des pollens tout à fait identiques à ceux de *Betula pendula*, *Eucalyptus pauciflora*, *Ilex crenata*, *Morus alba*, etc... Entre 40 et 50° de latitude Nord actuelle, on trouve donc à cette époque toute une série de plantes évoquant des climats tempérés plutôt chauds et bien arrosés. Dans ces pays, c'est d'ailleurs la période où disparaissent les *Classopollis* et régressent les Cycadacées au profit des Pinacées, bref des climats où s'est peut-être fait sentir (pour la première fois ?) l'influence thermométrique des saisons. Associer Normapolles à climat tempéré chaud doit malgré tout être avancé avec prudence : en effet, on rencontre encore des fougères subtropicales ; les macrofossiles d'Angiospermes « tempérées » sont, chose curieuse, globalement plus rares au Turonien-Sénonien inférieur ; enfin les Normapolles sont encore nombreux dans l'Éocène supérieur d'Europe redevenu tropical à sub-tropical.

Les Normapolles n'existant (sauf quelques pollens erratiques) ni en Afrique-Amérique du Sud, ni dans l'hémispère austral, quelles étaient les Angiospermes qui occupaient la zone actuellement intertropicale ? Ce furent, à partir du Turonien, des Palmiers surtout, des Amaranthacées, des Myrtacées puis, au Sénonien, des Protéacées. Mais ces dernières semblent en fait avoir éclos dans l'hémisphère austral. R. A. Couper (1953) signale en effet leur apparition dès la base du Crétacé supérieur en Nouvelle-Zélande (*Protecacidites palisadus*, *P. adenanthoides*), en même temps d'ailleurs que les pre-

1. Pourtant le maintien des Araucariacées et la présence de palmiers diversifiés devraient évoquer une plus grande humidité.

Source : MNHN, Paris

miers pollens de *Nothofagus* (*N. kaitanga*, *N. aff. menziessi*). Ainsi existera dès le Sénonien une province australe à Protéacées, *Nothofagus* et très nombreuses Podocarpacées (dont les genres actuels *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Phyllocladus* et l'ancêtre de *Microcachrys*).

Quelle signification paléoclimatique donner à cet ensemble *Nothofagus* + Podocarpacées + Protéacées ? Biogéographiquement, cette province botanique australe existe toujours. Elle est subtropicale à tempérée chaude, la troisième famille étant plus développée dans les aires à longues saisons sèches, les deux premières dans les aires montagneuses humides.

III. — Les groupes disparus et les grands événements phytosociologiques

Par groupes disparus il faut entendre ceux dont le pollen n'a aucun équivalent dans le monde actuel. D'une affinité botanique de ce fait extrêmement vague, quelques-uns de ces groupes peuvent malgré tout avoir un certain intérêt paléoclimatique tiré non pas de la comparaison avec l'actuel mais d'indications paléogéographiques générales les concernant. Apparition et disparition de ces groupes sont d'ailleurs souvent concomitants de profondes modifications phytosociologiques.

Les Classopollis.

Ce sont avec certitude des pollens de Conifères (puisque trouvés *in situ* dans des cônes de *Pagiophyllum*, *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*). Apparus au cours du Keuper à différents endroits de la planète (Allemagne, Angleterre, Sahara, Inde), ils disparaissent presque partout à la fin du Cénomanien, diminuant beaucoup dès l'Albien en Europe et un peu plus tard en Afrique. Ils se seraient maintenus en reliques jusqu'au Sénonien en Inde, au Portugal et au Brésil. L'exceptionnelle généralisation des dépôts évaporitiques du Keuper (en Europe et au Sahara au moins) est interprétée par de nombreux auteurs comme due à une aridification régionale du climat déjà très chaud mais plus humide (dit rubéfiant !) des périodes antérieures. Or c'est en plein milieu de cette période qu'apparaissent et se diversifient rapidement les *Classopollis* tandis que s'éteignent les derniers Conifères à pollens bialés striés qui pourtant venaient de montrer une intense faculté de renouvellement spécifique (prélude à leur extinction totale ?). On est donc tenté d'admettre *a priori* que c'est un groupe adapté à une chaude xéricité qui venait de s'implanter. Pourtant, le groupe continuera de se renouveler et d'être présent tout au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur, alors que foisonnent les fougères. Avec, il est vrai, une opposition quantitative statistiquement sensible entre les deux groupes. Statistiquement aussi, les *Classopollis* sont souvent associés au pollens de « *Cycas* » ou de Cupressacées pendant tout le Jurassique, aux mêmes pollens plus ceux d'Ephedracées à partir du Barrémien. Autre argument de cette vision « xéritique », on a trouvé (D. Pons et E. Bourreau, 1977) sur un *Frenelopsis alata* du Cénomanien moyen d'Anjou (France) deux champignons épiphylles fossiles (*Mariusa andejavensis* P. et B. et *Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir) qui seraient caractéristiques de climats arides.

Anatomiquement enfin, (D. Pons, J. Lauverjat et J. Broutin, 1980) signalent chez le *Frenelopsis alata* l'existence, entre les feuilles des rameaux portant les cônes, d'une épaisse cuticule à « épines » et de stomates à cellules de garde cutinisées et enfoncées, caractérisant un climat sec. En outre, sur les bords de chaque feuille, ils observent « des cellules rectangulaires terminées chacune par un micropoil tout à fait comparable à ceux des *Thuya* d'Afrique du Nord (*Tetraclinis articulata* Mast., Cupressacée) », petit arbre (pouvant tout de même atteindre 15 m de haut) ayant de plus un feuillage qui rappelle celui du genre *Frenelopsis*. Ces micropoils seraient une adaptation à la sécheresse : ils permettraient à la plante de perdre de la chaleur par rayonnement (la nuit notamment) et de condenser la faible vapeur d'eau ambiante. « *Tetraclinis* peut constituer des peuplements presque purs en climat semi-aride jusqu'à 1.800 m d'altitude dans le Sud marocain » où il affectionne les sols rocailleux et secs, mais exige un minimum d'humidité athmosphérique. Comme on voit, ces arguments sédimentologiques, paléontologiques et bio-géographiques permettent de se rallier à la thèse (longtemps mise en doute) de Vakhrameev (1970) et qui avait déjà conclu : « Ces Conifères étaient des plantes thermophiles, préférant les pentes d'altitudes et fort tolérantes à la sécheresse. Dans la ceinture aride Juras-

Source : MNHN, Paris

sique supérieur-Néocomien, elles étaient largement prédominantes, formant parfois des fourrés sans autres plantes. Dans les climats humides, même sur les pentes favorables, elles n'atteignirent jamais une telle prédominance ».

En résumé, si on ne peut tenir toutes les espèces de *Classopolis* comme critère de chaude xéricité, on peut admettre qu'une grande richesse en ces pollens est une bonne indicatrice d'aires à tendance xéritique au sein de climats chauds.

Les spores à élatères.

On ne connaît pas la provenance botanique de ce groupe palynologique qui s'est diversifié — il n'est jamais abondant — dans la ceinture intertropicale actuelle (et probablement de l'époque déjà) entre l'Aptien supérieur et le Turonien inférieur. Il s'agit donc à coup sûr de taxons chauds. Mais leur abondance et leur variété peuvent-elles renseigner sur l'humidité ? Au Sénégal par exemple (Casamance maritime notamment), ces spores se diversifient au maximum entre la période à *Perotrilletes pannuceus* Brenner, spores de marécages, et la période de grande diversification des monocolpés attribuables à des palmiers. C'est également la période où les trilètes sont les moins abondantes et les *Classopollis* les plus diversifiés. Malgré le fait que les *Equisetum* ont aussi des spores à élatères, on peut donc penser que ces spores témoignent de périodes asséchées en climat tropical.

Les « triprojectates » et les « oculata ».

Ils sont importants parce qu'il se sont développés et diversifiés sur le continent nord-américain notamment, à une période des plus intéressantes : le Crétacé supérieur jusque dans son passage au Tertiaire. Les deux groupes sont manifestement nordiques.

Les « triprojectate » *Aquilapollenites* apparaissent dès le Turonien supérieur en Sibérie occidentale et au cours du Sénonien en Amérique nordique. Dès le Maestrichtien, ils atteignent l'Écosse et le Canada (occidental notamment), se manifestant (mais en faibles quantités) au cours du Maestrichtien supérieur jusqu'au Texas, en Amérique du Sud septentrionale et même en Afrique occidentale. Le groupe a-t-il une signification paléoclimatique ? Se fondant sur l'évolution de la flore fossile trouvée dans la formation Edmonton (Alberta, Canada), S. Srivastava (1972) estime que le groupe a eu sa diversité maximum, vers la base de la série, dans un climat « subtropical humide » puis a régressé, le climat tendant de plus en plus vers le « tempéré chaud ». En Alberta, ce groupe aurait disparu à la fin du Maestrichtien, précédant de peu les derniers Dinosauriens. Il n'aurait pas supporté le rafraîchissement accentué qui aurait introduit le Paléocène.

Il est de fait qu'en Alberta, c'est à l'orée du Paléocène que les *Aquilapollenites* sont remplacés par un autre groupe, arctique jusque-là, celui des pollens dits « *oculata* » (principaux genres : *Wodehousia* Stanley et *Azonia* Samoilovitch). Sans affinité botanique établie, ce groupe était présent dans le Nord de l'Alaska et de la Sibérie dès le Santonien supérieur, et dès le Campanien supérieur dans le Sud de l'Alaska. Au cours du Maestrichtien supérieur-début Paléocène, il serait descendu aux États-Unis le long d'une bande centrale (sur les bords de la mer épicontinentale fini-crétacée) jusqu'au Dakota[1], phénomènes exprimés par les « text-figures » 3 et 4 (pages 54 et 56) de V. D. Wiggins (1976).

Le fait que les seuls *Aquilapollenites* franchement paléocènes n'aient été trouvés que dans les régions arctiques, là où se sont également maintenus (jusque tard au Tertiaire d'ailleurs) les derniers *Wodehousia*, laisse penser que ces deux groupes polliniques sont les témoins les plus « frais » de leur époque et probablement de tout l'ensemble jurassico-crétacé. Il faudrait, semble-t-il, interpréter les *Aquilapollenites* comme témoins de climats « subtropicaux tendant au tempéré chaud » et les pollens « *oculata* » comme témoins de « climats tempérés à tempérés chauds », ce qui expliquerait leur brève superposition climato-géographique au Maestrichtien supérieur. Ce qui expliquerait aussi que les premiers aient pu descendre jusque sous les latitudes intertropicales (à la faveur d'un adoucissement fini-maestrichtien quasi général ?) mais pas les seconds.

1. Compte tenu de leur rareté au Texas, ne s'agit-il pas, pour cette région, de pollens erratiques ?

Source : MNHN, Paris

Difficultés et potentialités d'une approche multi-groupes.

Comme nous avons vu, un contenu palynologique ne traduit que très rarement un état phyto-sociologique local. Il est donc normal qu'on y recense non seulement des taxons de même écologie mais aussi, ce qui estompe sensiblement l'entité paléo-climatique espérée, des taxons ayant vécu dans des aires climato-écologiques différentes quoique géographiquement voisines (différences d'altitudes, décroissance rapide de la pluviométrie en allant du littoral à l'intérieur, etc...). Paradoxalement, il est donc « normal » d'avoir (surtout dans des sédiments détritiques, c'est-à-dire transportés) des taxons de signification opposée ; sauf, bien entendu s'il s'agit d'oppositions climatiques si radicales qu'elles étaient bio-géographiquement impossibles. Dans ce contexte, l'attitude consistant à ne retenir que le taxon à la signification la plus typée (Éphedracées par exemple) pour émettre un diagnostic sur le paléo-climat d'une région est bien plus dangereuse que considérer, malgré l'interprétation floue qui peut en résulter, l'ensemble des taxons représentés. C'est dans l'esprit de ce type d'approche par approximation collective que sont proposées, concernant le Jurassique et le Crétacé, les figures 1 et 2.

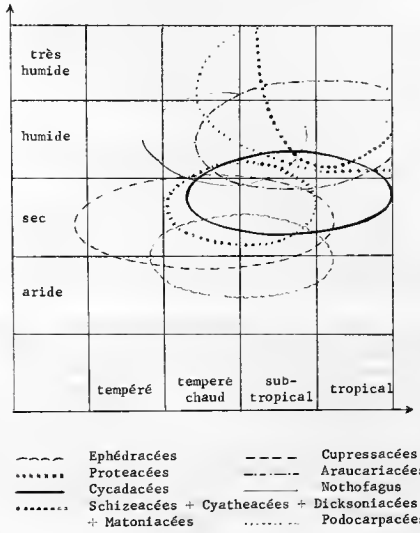


Fig. 1. — Répartition climatique globale et actuelle de quelques familles déjà présentes au Jurassique ou au Crétacé.

Source : MNHN, Paris

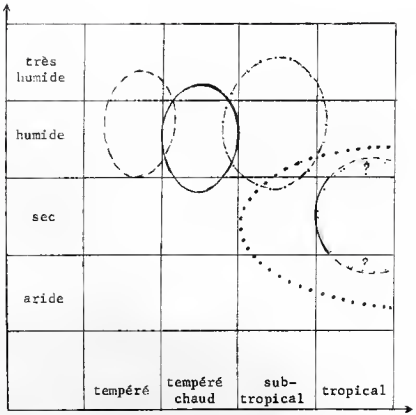


Fig. 2. — Signification paléoclimatique probable de quelques taxons jurassiques ou crétacés sans équivalent morpholographique actuel (groupes disparus).

Sur ces tableaux, une ellipse situe chaque entité palynologique selon les types climatiques qu'elle concerne depuis le tropical au tempéré et depuis le très humide à l'aride (16 types au total). Plus l'ellipse est grande, moins significative est l'entité. De même, le type climatique le plus recouvert par l'ellipse est celui qui, statistiquement, a le plus favorisé l'entité palynologique correspondante.

Théoriquement, dans l'usage paléoclimatique de ces schémas, il faudra donc considérer : 1) que le type climatique régional était celui correspondant à la case recouverte par le plus grand nombre d'ellipses, 2) que des variations locales potentielles pouvaient aller jusqu'aux types dont les cases sont recouvertes par une seule ellipse. C'est ce « paléoclimax » et ces « extensions paléoclimatiques maximum » que le palynologue devra interpréter et rendre cohérents. Tâche techniquement délicate où le qualitatif déterminera la « palette paléo-climatique » et le quantitatif l'ambiance prédominante, mais recherche non exclusivement palynologique, la connaissance la plus détaillée possible du contexte sédimentaire régional (paléogéographie des aires « drainées » notamment et altimétrie moyenne des hinterlands) étant indispensable à la cohérence des interprétations.

Source : MNHN, Paris

Conclusion

Fidèle à son titre, la présente note s'est bornée à faire une revue critique des moyens dont dispose la palynologie pour aborder la question paléo-climatique au Jurassique et au Crétacé. Pour cette période, il faut en convenir, l'outil palynologique pèche par imprécisions. Imprécision phyto-taxonomique (difficulté de rapporter un pollen à une espèce), imprécision écologique (le « groupe » botanique reconnu occupant forcément une aire écologique vaste), imprécision géographique (le sédiment fossilifère ayant « drainé » une région difficile à cerner dans son étendue et sa morphologie). Pour ces raisons, dans la plupart des cas, seule une ambiance climatique régionale pourra être avancée ; avec, malgré tout, une assez bonne approximation des limites extrêmes de température et d'humidité ou de xéricité. S'agissant d'une période géologique qui ne fut jamais froide et presque toujours chaude, la potentialité théorique de l'outil n'est donc pas tellement inférieure à celle des techniques physico-chimiques applicables au continental (analyse des minéraux argileux détritiques), surtout si on considère que ces techniques ont elles aussi, à faire face aux problèmes de mixage sédimentaire.

En ce qui concerne l'évolution planétaire des climats, la compilation palynologique est également source d'informations non négligeables. Il eût été facile de montrer comment la zone de diversité et richesse maxima des spores de fougères (maximum de température/humidité) se déplace de l'Europe nordique à l'Europe occidentale entre le Lias inférieur et le Jurassique supérieur ; comment à partir du Barrémien s'individualise une province inter-tropicale à *Dicheiropollis* (Afrique occidentale-Amérique du Sud-Indonésie) de plus en plus personnalisée et enserrée par une province boréale à *Parvisaccites radiatus* et une province gondwanienne à *Microcachryidites* et *Podosporites* ; comment au Crétacé supérieur s'affirme de plus en plus la zonation latitudinale : existence dès le Cénomanien d'une province Sibérie méridionale-Europe-Amérique du Nord (atlantique) à *Normapolles* puis, dès le Turonien, d'une province « arctique » à *Aquilapollenites* et « *oculata* » tandis qu'au Sud de l'anneau intertropical (encore plus personnalisé) l'entité gondwanienne du Crétacé inférieur fait place à une province australe à *Nothofagus*, Podocarpacées et Protéacées. Si l'observation géographique et chronologique de ces évolutions palynologiques globales mettent en évidence la lente mise en place d'une zonation climatique latitudinale pratiquement imperceptible au Jurassique, celle de taxons particulièrement « sensibles » peut laisser voir des phénomènes climatiques plus instantanés : la brève rencontre jusque dans la zone intertropicale, au Maestrichtien supérieur, de taxons venus du Nord (les *Aquilapollenites*) et de taxons venus du Sud (les Protéacées) et la descente jusqu'aux moyennes latitudes des « *oculata* » arctiques au Paléocène inférieur sont-elles à interpréter comme le timide mais premier vrai frisson... ayant mis fin au Secondaire et à ses lézards terribles ?

BIBLIOGRAPHIE

Couper, R. A. (1953). — Upper mesozoic and cainozoic spores and pollen grains from New-Zealand. *N.Z. Geol. Survey*, Pal. Bul. 22, 77 p., 9 pl.

Couper, R. A. (1958). — British mesozoic spores and pollen. *Palaeontogr.*, v. 103, Abt. B ; 75-179.

Gaussen, H. (1944). — Les Gymnospermes actuelles et fossiles, fasc. III, Les Cycadales. Toulouse.

Gaussen, H. (1968). — Les Gymnospermes actuelles et fossiles, fasc. X, Les Cuprésacées. Toulouse.

Gaussen, H. (1970). — Les Gymnospermes actuelles et fossiles, fasc. XI, Cupressacées, Araucariacées, Cephalotaxées. Toulouse.

Herngreen, G. F. W. (1980). — Cretaceous microfloral provinces. *Berliner Geowissensch. Abhg.*, Reihe H/Band 19 : 79-82.

Heywood, W. H. (édit. 1978). — Flowering plants of the world, Oxford Univ. Press, 335 p.

Source : MNHN, Paris

KRAUSEL, R. (1961). — Paleobotanical evidence of climate, chap. 10 in Nairm, A. E. M., ed., Descriptive paleoclimatology : New York, Interscience Publishers, Inc. : 227-254.

KREMP, O. W. (1978). — The earliest appearance worldwide of tricolpate pollen and the origin of Angiosperms. Abst. A.A.S.P., 11th. an. mtg., Phoenix, Arizona, October 1978 : 28.

MAURE, E. (1976). — Le pollen des Cycadales et Ginkgoales actuelles. Rapport avec les monocolpés fossiles. Thèse de 3e cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 191 p., 28 pl. et 18 schémas h.t.

PENNY, J. S. (1969). — Late Cretaceous and early tertiary Palynology. Aspects of Palynology (Wiley-interscience, New York) : 331-376.

PONS, D. et BOUREAU, E. (1977). — Les champignons épiphylles d'un *Frenelopsis* du Cénomanien moyen de l'Anjou (France). *Rev. Mycologie*, t. 41 : 349-361.

PONS, D., LAUVERJAT, J. et BROUTIN, J. (1980). — Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale in Ecosystèmes continentaux. Mém. S.G.F., N.S., t. LIX.

REID, E. M. and CHANDLER, M. E. J. (1933). — The London Clay flora. Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.

SCHWARTZBACH, M. (1963). — Climates of the Past. An introduction to Paleoclimatology, 38 p., The University series in Geology, Columbia.

SRIVASTAVA, S. L. (1972). — Palaeoecology of Pollen-Genera *Aquilapollenites* and *Mancicorpus* in Maestrichtian Deposits of North America. 24th. I.G.C. section 7 (Montreal) : 111-120.

SRIVASTAVA, S. L. (1968). — Ephedralean pollen from the Upper Cretaceous Edmonton Formation of Alberta (Canada) and their palaeoecological significance. *Canadian Journal of Earth Science*, 5 : 211-221.

VAKHRAMEEV, V. A. (1970). — Range and Palaeoecology of mesozoic conifers, the Cheirolepidiaceae. *Palaeontol. Journal*, vol. 4, n° 1 : 12-25.

WIGGINS, V. D. (1974). — Fossil oculata pollen from Alaska. *Geoscience and Man*, XIV : 51-76.

Source : MNHN, Paris

ÉVIDENCES PALYNOLOGIQUES SUR LES RELATIONS ENTRE LE CLIMAT ET LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES FLORES DÉVONIENNES ET DINANTIENNES

PAR

M. STREEL *

Résumé. — La distribution de spores caractéristiques dévoniennes est analysée à partir d'une nouvelle paléogéographie (HECKEL & WITZE) basée avant tout sur la répartition de sédiments considérés comme indicateurs paléoclimatiques. L'influence des courants océaniques modifiant l'ordonnance régulière des climats en fonction de la latitude a pu jouer un rôle important dans la distribution des végétaux au Dévonien. Une zonation phytogéographique latitudinale est cependant évidente au Dévonien supérieur. Elle semble s'atténuer à l'extrême sommet du Dévonien et au Tournaisien. Au sommet du Tournaisien et au Viséen, la migration des continents vers le Nord interfère avec la différenciation progressive de la grande glaciation gondwanienne comme causes probables de la zonation phytogéographique.

Summary. — The world distribution patterns of some characteristic Devonian spores is considered, taking into account a new palaeogeography (HECKEL & WITZE) which is based entirely on lithic indicators of palaeoclimates. Ocean currents, which may well have had a considerable modifying effect on the latitudinal zonation of Devonian climates, probably played an important role in determining the distribution patterns of the vegetation during much of the Devonian. However, in the Upper Devonian there is evidence that the phytogeographical zonation was essentially latitudinal. This zonation becomes less obvious in the uppermost Devonian and the Tournaisian ; in the late Tournaisian and Visean, northward drift of the continents probably modified the effects of the progressive onset of the great Gondwanian glaciation and aided in determining the phytogeographical zonation.

1. *Introduction.*

L'origine des plantes vasculaires au Silurien est un fait généralement, sinon unanimement, accepté. Il faut attendre cependant le Dévonien moyen (Givétien) pour que des plantes d'une taille importante, avec manifestement des parties aériennes perennes, se propagent largement sur les continents. En effet, pendant le Dévonien inférieur, les végétaux fossiles montrent une grande diversification de structures de plus en plus complexes (CHALONER & SHEERIN, 1979) qui semble s'opérer de manière synchrone à la surface des continents, ce qui est un argument en faveur d'une pangée en formation dès cette époque. Les continents ainsi associés supportent des climats apparemment peu contrastés puisque l'on trouve des microfossiles végétaux d'âge Emsien à très courtes distances du pôle qui se situe alors à l'extrémité sud de l'Afrique (MCGREGOR, 1979, text-fig. 12) et qui, ainsi, ne semble pas porter de calotte glaciaire.

La distribution des végétaux n'est évidemment pas uniforme à la surface de ces continents. Le taux d'endémisme est probablement considérable. On peut l'apprécier au travers d'une étude faite

* Paléobotanique et Palépalynologie, Université, 7 place du Vingt Août, 4000 Liège, Belgique.

Source : MNHN, Paris

par McGregor (1977) et qui compare des assemblages de spores, d'âges emsien-eifélien du Sud de la baie d'Hudson, de Gaspé et de l'Eifel. Sur 89 taxa connus à Gaspé, 59 seulement ont été vus dans les autres assemblages, ce qui correspond à un endémisme de 33 %. Les dissemblances des microflores américaines entre elles et avec celles de l'Eifel sont grosso modo fonction de la distance qui les sépare. Confrontées aux assemblages de même âge étudiés dans l'Antarctique, les différences sont, comme on peut s'y attendre, encore plus importantes. Bar & Riegel (1974) qui comparent entre elles des microflores, d'âges givetien-frasnien, du Ghana et du Brésil alors très proches, concluent à leur identité et s'étonnent de leur ressemblance avec les assemblages d'Afrique du Nord malgré une nette différence en latitude. De ces comparaisons, sur la portée desquelles nous nous sommes expliqué par ailleurs (Streel, 1974) en donnant d'autres exemples, ne semble ressortir aucune image d'une distribution de végétaux liée plus particulièrement à leur position latitudinale, même dans les régions polaires (contrairement à l'opinion d'Edwards, 1973). Il est difficile de faire correspondre cet endémisme prononcé avec un quelconque compartimentage climatique sans une meilleure connaissance de la paléogéographie.

Or, les reconstitutions paléogéographiques du Dévonien sont relativement nombreuses et souvent contradictoires. La plupart se fondent sur les études de paléomagnétisme, assumant une identité de position entre pôle magnétique et pôle de rotation (pôle géographique). Elles diffèrent notamment dans la mesure où le paléomagnétisme ne permet pas de fixer les positions en longitude des continents.

A l'occasion du symposium sur le Système Dévonien, qui s'est tenu à Bristol en 1978, une nouvelle carte a été présentée (Heckel & Witzke, 1979). Reconstituée essentiellement pour le Dévonien moyen (Fig. 1), elle a le mérite d'être construite à partir d'une étude des répartitions actuelles de

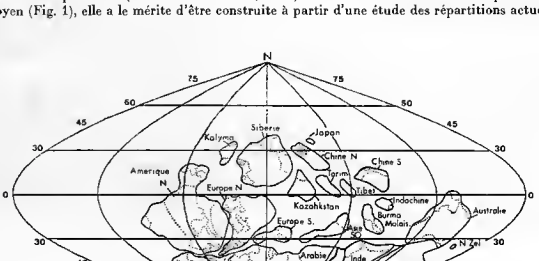


Fig. 1. — La position des continents actuels au Dévonien moyen d'après Heckel & Witzke (1979).

caractéristiques sédimentaires considérées comme indicateurs climatiques et appliquée ensuite au Dévonien. Elle se réconcilie avec les cartes basées sur le paléomagnétisme, moyennant une disjonction entre pôle magnétique et pôle de rotation. Elle se différencie principalement des reconstitutions qui l'ont précédée par une position de l'équateur sur le continent des Vieux Grès Rouges, située au niveau de l'Alaska et de l'Oural, déplaçant ainsi la masse des continents vers l'hémisphère sud. Cette reconstitution est assortie d'un schéma provisoire des courants océaniques qu'elle impose (Fig. 2 à 5). Nous avons tenté de lui confronter les dernières informations paléobotaniques et palynologiques disponibles.

Source : MNHN, Paris

2. *Distributions cosmopolites de microfossiles végétaux et influence des courants océaniques modifiant les climats.*

Parmi les espèces que McGregor (1977) propose comme représentant des distributions cosmopolites typiques, nous avons retenu : *Dibolisporites echinaceus* à l'Emsien (Fig. 2) et *Spelaeotriletes lepidophytus* au sommet du Dévonien (Fig. 3). Chacune est un élément abondant des populations de spores de leurs assemblages respectifs. La deuxième, par la fréquence des observations, se prête cependant le mieux à une analyse plus détaillée, et nous l'avons entreprise précédemment (Streel, 1974). Cette étude était basée sur le calcul des coefficients de similitude de Simpson et de Jaccard, à partir de 184 espèces dans l'intervalle stratigraphique Famennien-Tournaisien. Nous avions conclu, en particulier au niveau de la zone à *S. lepidophytus*, à une affinité plus marquée entre les flores nord-africaine et nord-américaine que ne le suggérait la reconstitution paléogéographique (Smith, Briden & Drewy, 1973) utilisée alors (Streel, 1974, fig. 1). Celle que nous utilisons aujourd'hui rapproche plus encore en mer épicontinentale les points d'échantillonnage africains et ouest-européens, mais propose clairement d'autre part une meilleure connection continentale entre l'Afrique et l'Amérique du Nord par l'intermédiaire de l'Amérique du Sud.

Plus importante peut-être est la différence climatique qui est proposée par Heckel & Witzke (1979) entre une paléotéthys où circulaient des courants océaniques chauds et l'océan sud-ouest d'où des courants plus froids auraient pu pénétrer profondément, jusqu'à l'extrémité occidentale de la paléotéthys, affectant les côtes de l'Afrique occidentale.

Si l'on accepte une telle circulation océanique avec son incidence au moins sur les climats côtiers, l'image de la distribution climatique latitudinale peut s'en trouver profondément modifiée. On comprend mieux alors les observations de Bar & Riegel (1974), rappelées plus haut, sur les affinités entre les assemblages du Ghana et ceux de l'Afrique du Nord.

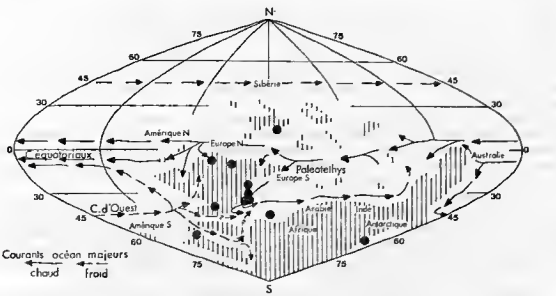


Fig. 2. — Distribution géographique de *Dibolisporites echinaceus* au Dévonien inférieur, d'après McGregor (1979). Les hachures verticales représentent les continents au Dévonien moyen, les flèches les courants océaniques principaux d'après Heckel & Witzke (1979).

3. *Zonation climatique latitudinale au Dévonien supérieur.*

Le cosmopolitisme des végétaux dévoniens (et dinantiens) est une notion répandue que peu de faits ont pu ébranler jusqu'ici. La nouvelle carte paléogéographique permet des observations nou-

Source : MNHN, Paris

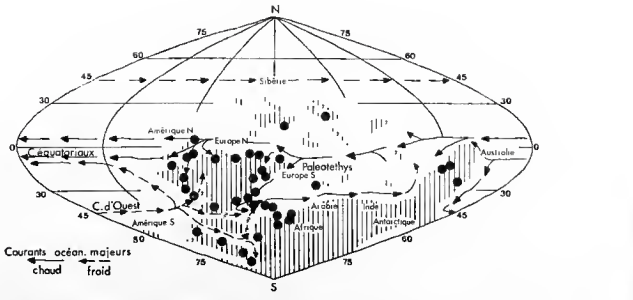


FIG. 3. — Distribution géographique de *Spelaeotriletes lepidophytus* au sommet du Dévonien d'après STREEL (1974), MCGREGOR (1979) et observations inédites.

Les hachures verticales représentent les continents au Dévonien moyen, les flèches les courants océaniques principaux d'après HECKEL & WITZKE (1979).

velles à ce sujet. Le complexe fossile formé (MCGREGOR, 1969) par la plante *Krushtofovichia africani*, sa mégaspore *Nikitinsporites* et sa microspore *Archaeoperisaccus* est assurément le meilleur exemple d'une distribution phytogéographique dévonienne localisée. Confrontée jusqu'à présent aux seules cartes paléogéographiques basées exclusivement sur le paléomagnétisme, elle montrait une localisation curieusement centrée sur l'aire tropicale de l'hémisphère nord (MCGREGOR, 1979, text-fig. 13), sans contrepartie au Sud alors que des assemblages de même âge (frasnien) y sont connus en nombre comparable (*op. cit.*, text-fig. 11).

L'ensemble de ces observations a été reporté (Fig. 4) sur la nouvelle carte paléogéographique. Elle indique sans ambiguïté une distribution intertropicale de ce complexe fossile, démontrant ainsi l'existence d'une zonation climatique latitudinale particulièrement nette au Frasnien. Des formations glaciaires ont été signalées dans les sédiments du Dévonien Supérieur d'Amérique du Sud (voir SALOP, 1977) qui pourraient expliquer ces contrastes climatiques.

La distribution de ce complexe fossile restreinte au continent des Vieux Grès Rouges et à la plaque sibérienne, suggère de plus deux remarques alternatives : soit que ces espèces sont strictement équatoriales, impliquant alors un rapprochement plus important dès le Frasnien, de la plaque sibérienne vers l'Europe du Nord, soit que ces espèces sont au contraire intertropicales comme proposé plus haut, avec le corollaire que leur distribution serait limitée au Sud par la pénétration des courants plus froids auxquels nous avons déjà fait allusion.

Cyrtospora cristifer est une espèce à morphologie très caractéristique, qui apparaît au sommet du Frasnien et se poursuit dans le Dinantien.

Au Dévonien Supérieur (non compris l'extrême sommet), elle paraît aussi liée à la région équatoriale sur le continent des Vieux Grès Rouges (Fig. 5). Cette observation renforce donc l'impression d'une zonation climatique à contrastes marqués au Dévonien Supérieur.

4. Atténuation des contrastes climatiques à l'extrême sommet du Dévonien et au Tournaisien.

En revanche, à l'extrême sommet du Dévonien et au Tournaisien (Fig. 5), la distribution de *C. cristifer* s'élargit en latitude (VAN DER ZWAN, 1979, fig. 3 : *C. cristifer* variant A + B). Dans l'hémis-

Source : MNHN, Paris

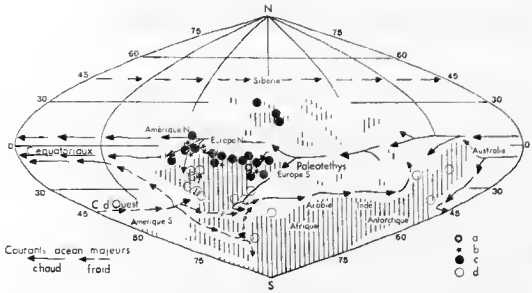


FIG. 4. — Distribution géographique de *Krystofovichia africana* (a), *Nikitinsporites* (b) et *Archaeoperisaccus* (c), d'après McGREGOR (1969 et 1979). Distribution géographique d'assemblages frasniens dépourvus de ces espèces (d), en partie d'après McGREGOR (1979, text-fig. 11).

Les hachures verticales représentent les continents au Dévonien moyen, les flèches les courants océaniques principaux d'après HECKEL & WITZKE (1979).

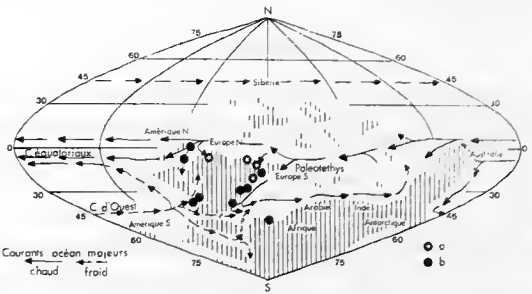


FIG. 5. — Distribution géographique de *Cyrtospora cristifer*, au Famennien (*pré-lepidophytus* z.) (a), au Famennien et à l'extrême sommet du Dévonien (*lepidophytus* z.) (b) en partie d'après VAN DER ZWAN 1979 fig. 3.

Les hachures verticales représentent les continents au Dévonien moyen, les flèches les courants océaniques principaux d'après HECKEL & WITZKE (1979)

Source : MNHN, Paris

phère sud, l'espèce est devenue largement inter- à subtropicale, n'atteignant cependant le continent gondwanien qu'exceptionnellement. On peut y voir le résultat d'une atténuation, dès l'extrême sommet du Dévonien, des contrastes climatiques mis en évidence au Dévonien Supérieur.

5. Amorce de la grande glaciation gondwanienne dès le Tournaisien supérieur et le Viséen.

Il faut attendre le sommet du Tournaisien pour voir se développer à nouveau des contrastes climatiques mieux marqués. Ce sont par exemple les « suites à *Vallatisporites* et à *Lophozonotriletes* » de Sullivan, 1967. Ces contrastes vont s'accentuer au Viséen (Sullivan, 1965). Nous avons discuté ailleurs (Streel, 1971, Alpern & Streel, 1973) des modalités d'installation, notamment sur la partie européenne des continents, de flores carbonifères à distribution régionale à caractère latitudinal. Il semble que cette installation pourrait résulter de deux causes : d'une part, l'amorce d'une différenciation des grandes calottes glaciaires polaires carbonifères et permiennes ; d'autre part, le déplacement généralisé des continents vers le Nord.

Cette migration continentale vers le Nord entraîne, en particulier pour le bloc que forment de plus en plus solidairement au Carbonifère, la plaque sibérienne et l'ensemble euraméricain, un lent balayage par l'équateur qui se déplace virtuellement de l'Oural au sommet du Dévonien vers l'Ouest de l'Europe au Carbonifère Supérieur (Silésien).

Si l'on s'en tient à la liaison énoncée par Heckel & Witzke (1979) entre charbons et régions inter-tropicales humides, on comprend mieux, dans ce contexte d'un déplacement climatique progressif dû à la dérive des continents, la migration des faciès à « densospores » et à « durite » (Butterworth, 1966) du Spitsberg et de l'Est de la plate-forme russe au Viséen, vers la Grande-Bretagne et les régions ardenno-rhénanes au Carbonifère Supérieur (voir aussi Hart, 1976).

Conclusions.

La reconstitution paléogéographique des continents et des courants océaniques dévoniens de Heckel & Witzke (1979) se prête particulièrement bien à l'interprétation des données palynologiques contemporaines. Une analyse systématique de ces données, dont seuls quelques exemples ont été démontrés ici, devrait permettre des progrès substantiels dans la compréhension des relations entre la flore fossile dévonienne et le climat.

BIBLIOGRAPHIE

Alpern, B. & Streel, M. (1973). — Palynologie et Stratigraphie du Paléozoïque moyen et supérieur. *Mém. B.R.G.M.*, n° 77 (1972), t. 1 : 217-240.

Bar, P. & Riegel, W. (1974). — Les microflores des séries paléozoïques du Ghana (Afrique occidentale) et leurs relations paléofloristiques. *Sci. Géol., Bull.*, vol. 27 : 39-58.

Butterworth, M. A. (1966). — The distribution of Densospores. *The Palaeobotanist*, 15, 1-2 ; 16-28.

Chaloner, W. G. & Sheerin, A. (1979). — Devonian Macrofloras. *In* The Devonian System (Ed. House, Scrutton & Bassett). *Special papers in Palaeontology* n° 23 ; 145-161.

Edwards, D. (1973). — Devonian floras ; 105-115. *In* Hallam, A. (Ed.), Atlas of Palaeobiogeography. xii + 531 pp., Elsevier, Amsterdam, London and New York.

Hart, G. F. (1976). — Floral Realms, Palaeomagnetics, and the Drifting of the USSR during the Phanerozoic. *Geoscience and Man*, vol. XV : 133-139.

Heckel, P. H. & Witzke, B. J. (1979). — Devonian World Palaeogeography determined from distribution of carbonates and related lithic Palaeoclimatic indicators. *In* The Devonian System (Ed. House, Scrutton & Bassett). *Special papers in Palaeontology* n° 23 ; 99-123.

McGregor, D. C. (1969). — Devonian plant fossils of the genera *Krshtofovichia*, *Nikitinsporites*, and *Archaeperisaccus*. *In* Contributions to Canadian Palaeontology. *Geological Survey of Canada Bull.* 182 ; 91-106.

Source : MNHN, Paris

McGregor, D. C. (1977). — Lower and Middle Devonian spores of eastern Gaspé, Canada. II. Biostratigraphy. *Palaeontographica*, 163 B : 111-142.

McGregor, D. C. (1979). — Spores in Devonian stratigraphical correlation. *In* The Devonian System (Ed. House, Scrutton & Bassett). *Special papers in Palaeontology* n° 23 : 163-184.

Salop, L. J. (1977). — Glaciations, crises biologiques et supernovae (en russe). *Bull. M.O.I.P., Sec. Geologie*, 1 : 1-32.

Smith, A. G., Briden, J. C. & Drewry, G. E. (1973). — Phanerozoic world maps. *In* Organisms and Continents through time. *Special papers Palaeontology*, 12 : 1-42.

Streel, M. (1971). — Distribution stratigraphique et géographique d'Hymenozonotriletes lepidophytus KEDO, d'Hymenozonotriletes pusillites KEDO et des assemblages tournaisiens. Synthèse du Projet B du 3e séminaire C.I.M.P. sur la Stratigraphie du Paléozoïque, Colloque sur la Stratigraphie du Carbonifère. Les congrès et colloques de l'Université de Liège, 55 : 121-147.

Streel, M. (1974). — Similitudes des assemblages de spores d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Amérique du Nord au Dévonien terminal. *Sci. Géol., Bull.*, 27, 1-2 : 25-38.

Sullivan, H. J. (1965). — Palynological evidence concerning the regional differentiation of Upper Mississippian floras. *Pollen et Spores*, VII, 3 : 539-560.

Sullivan, H. J. (1967). — Regional differences in Mississippian spore assemblages. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 1 : 185-192.

Van der Zwan, C. J. (1979). — Aspects of Late Devonian and Early Carboniferous palynology of southern Ireland. I. The *Cyrtospora cristifer* morphon. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 28 : 1-20.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DINOFLAGELLÉS ET ENVIRONNEMENT CLIMATIQUE

LES KYSTES DE DINOFLAGELLÉS DANS LES SÉDIMENTS RÉCENTS DE L'ATLANTIQUE NORD-ORIENTAL ET LEURS RELATIONS AVEC L'ENVIRONNEMENT OCÉANIQUE. APPLICATION AUX DÉPOTS HOLOCÈNES DU CHENAL DE ROCKALL

PAR

Jean-Louis TURON *

Résumé. — L'inventaire des populations de kystes de Dinoflagellés contenues dans 20 échantillons superficiels de l'Atlantique nord-oriental a été réalisé. La distribution biogéographique actuelle des espèces les plus communes permet d'établir des relations entre les associations océaniques et les paramètres de l'environnement, en particulier la température et la structure hydrologique, dans un domaine limité au Nord par l'Islande, au Sud par les Açores, la ride médio-atlantique à l'Ouest et la marge européenne. Ces relations sont utilisées pour mettre en évidence les fluctuations du climat et des « masses d'eaux écologiques » dans la zone considérée. Les résultats obtenus sur les associations fossiles de 3 carottes du chenal de Rockall suggèrent que la zone de contact entre les eaux superficielles de la mer du Labrador et celles de la dérive nord-atlantique occupait à l'Holocène inférieur un domaine situé à proximité des îles britanniques.

Summary. — The inventory of modern dinoflagellate cyst of 20 recent samples from the North-Eastern Atlantic Ocean was made. Variations in recent biogeographic distribution of the most common species were related to environmental factors, in particular temperature and hydrological structure within an area bounded by Iceland in the North and by Azores in the South, by the Mid-Atlantic Ridge in the West and the European Margin in the East.

These relationships between cysts assemblages distribution in sediments and surface water environments are being used to give evidence of palaeoclimatic changes and « ecological water masses » fluctuations in the past. The results already obtained concerning the fossil assemblage of three cores in the Rockall Channel point to the fact that the area of contact between surface waters of Labrador Sea and those of the North Atlantic Drift was situated during the earlier Holocene period within the proximity of the British Isles.

INTRODUCTION

Au cours de la dernière décade, l'océan Atlantique a fait l'objet de nombreuses recherches relatives à la distribution des kystes de Dinoflagellés dans les sédiments actuels. Les études de DAVEY (1971) près des côtes du Sud-Ouest africain, de REID (1974, 1975) et DALE (1976), le long des côtes européennes atlantiques et plus récemment celles de WALL et al. (1977) sur l'ensemble de l'océan Atlantique ont permis de souligner les relations des associations biologiques avec les divers paramètres de l'environnement.

* Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Université de Bordeaux I, 351, Cours de la Libération, 33405 Talence cedex.

Source : MNHN, Paris

La plupart de ces travaux concernent cependant les domaines néritiques dont les caractéristiques diffèrent sensiblement de celles des milieux océaniques adjacents. Il était en conséquence intéressant d'aborder l'étude du domaine profond et plus précisément de réaliser, sur une vaste zone de l'Atlantique nord-oriental, un inventaire des thanatocénoses de kystes de Dinoflagellés. Les résultats obtenus intégrés aux quelques données acquises antérieurement dans ce domaine (Wall et al., 1977 ; Williams, 1971) sont discutés en fonction des grands traits fondamentaux de l'environnement marin actuel.

Dans une seconde étape, l'évolution des paléothanatocénoses au cours de l'Holocène permet, en fonction des informations recueillies précédemment, de formuler une hypothèse sur les fluctuations climatiques et hydrologiques.

Localisation géographique des prélèvements (Fig. 1 et annexe).

20 échantillons superficiels représentant la sédimentation actuelle et 3 carottes Kullenberg ont été prélevés dans l'Atlantique nord-oriental sur des fonds compris entre 1.300 et 5.000 m.

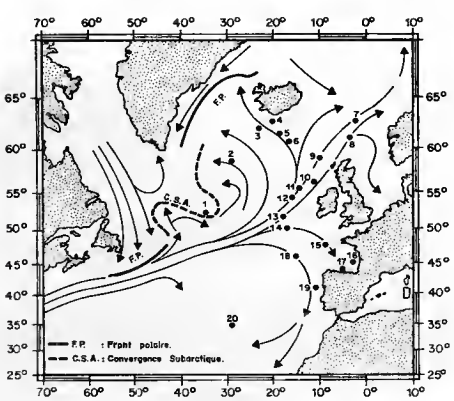


Fig. 1. — Plan de localisation et schéma hydrologique simplifié.

Préparations.

5 à 20 g de sédiment sec sont soumis à une attaque progressive à l'acide chlorhydrique (10 %, 20 %, 50 %). L'enrichissement du matériel est réalisé par deux passages dans une liqueur de densité 2 (iodure de Potassium, iodure de Cadmium). La phase argileuse et siliceuse est éliminée dans l'acide fluorhydrique à 40 % pendant 24 heures. Le résidu est monté entre lame et lamelle dans de la gélatine glycérinée.

Source : MNHN, Paris

Valeurs relatives.

Les valeurs sont rapportées à 100 kystes de Dinoflagellés à l'exclusion des kystes de *Peridinium* (voir p. 000). Les autres organismes tels les *Prasinophycées*, forme varia 1 type (Traverse et Ginsburg, 1966), *Pterosperma* sp., Cyst type A (Harland, 1977) sont exclus des comptages.

I. — Distribution actuelle des kystes de dinoflagellés

La distribution des principaux kystes de Dinoflagellés est illustrée sur les figures 2 à 8. On constate qu'une même espèce présente des fréquences relatives très variables suivant les échantillons étudiés. Cependant, le développement optimal de la plupart des espèces correspond à un groupement géographique de sites permettant de caractériser, selon Wall et al. (1977), le centre de distribution de chaque forme. Sur l'ensemble de la zone, six espèces dites cardinales représentent tour à tour l'élément prépondérant ou dominant de l'association : groupe *Peridinium* Ehrenberg, *Leptodinium sphaericum* Wall (1967), *Bitectatodinium tepikiense* Wilson (1973), *Leptodinium aculeatum* Wall (1967), *Nematosphaeropsis labyrinthea* (Ostenfeld) Reid (1974), Wall (1967), *Spiniferites mirabilis* (Rossignol) Sarjeant (1970). *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre et Cookson) Wall (1967), est souvent bien représenté mais ne domine jamais la thanatocénose dans le cadre de notre étude. *Leptodinium patulum* Wall (1967), *L. paradoxum* Wall (1967), *L. striatatum* Wallll (1967), *Spiniferites elongatus* Reid (1975) ont été également observés et constituent le plus souvent les éléments accessoires des associations.

1. *Les espèces cardinales.*

Bitectatodinium tepikiense (Fig. 2) est l'élément dominant des associations au Nord du 53e latitude N. Ses fréquences les plus élevées semblent se localiser entre l'Islande et l'Écosse.

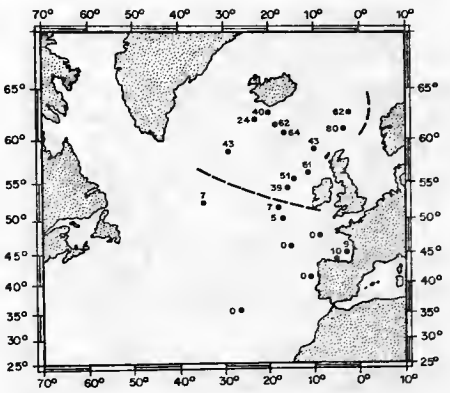


Fig. 2. — Distribution de *Bitectatodinium tepikiense* (%).

Source : MNHN, Paris

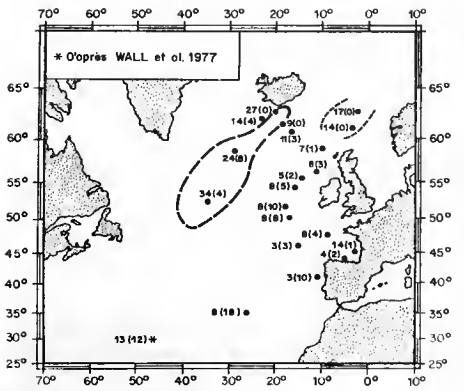


Fig. 3. — Distribution de *Leptodinium sphaericum* (premières valeurs) (%). Distribution de *Leptodinium paradoxum* (valeurs entre parenthèses) (%).

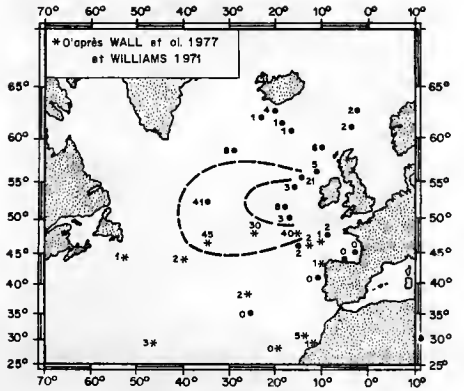


Fig. 4. — Distribution de *Nematosphaeropsis labyrinthea* (%).

Source : MNHN, Paris

Bien que signalée dans le plancton, au large du Cap Hatteras, cette espèce est accessoire dans les thanatocénoses de cette région et au large de Terre-Neuve (Wall et al., 1977 ; Harland, 1973). Rare dans les fjords scandinaves (Dale, 1976), *B. tepikiense* est surtout abondant dans le domaine côtier britannique (Rein, 1974).

Leptodinium sphaericum (Fig. 3) est présent dans l'ensemble des sites étudiés, mais son centre de distribution correspond au voisinage de la ride Reykjanes.

Cette forme est signalée dans les thanatocénoses de la pente continentale du Middle Atlantic Bight et dans les dépôts pélagiques de l'Atlantique équatorial et tropical (Wall et al., 1977).

Nematosphaeropsis labyrinthea (Fig. 4) est spécialement abondant dans la fracture de Gibbs. Compte tenu des données obtenues par Williams (1971), le centre de distribution de *N. labyrinthea* dans l'Atlantique nord paraît se localiser entre 45° et 55° de latitude N.

L. aculeatum (Fig. 5) est le constituant majeur de l'association dans le Golfe de Gascogne, au large de la Péninsule Ibérique, et au Sud des Açores. Relativement bien représenté dans les sédiments pélagiques tropicaux et dans certains sites méditerranéens (Wall et al., 1977), *L. aculeatum* est l'espèce caractéristique du faciès VI de Williams (1971) qui prolonge vers le Sud le centre de distribution défini dans le Golfe de Gascogne.

Spiniferites mirabilis (Fig. 6) est l'espèce dominante à l'Ouest du Golfe de Gascogne. Cette forme est également bien représentée dans le Golfe de Gascogne, mais les fréquences relatives diminuent très rapidement vers le Nord.

Souvent signalé dans les thanatocénoses de la Méditerranée et de l'Atlantique (Rossignol, 1969 ; Wall, 1967 ; Wall et al., 1977), ce kyste n'est toutefois très abondant que dans un domaine bien délimité, situé au Nord des Açores (Biofaciès IV de Williams, 1971). Compte tenu des résultats obtenus sur nos prélèvements, cette zone apparaît comme l'unique centre de distribution de *Sp. mirabilis* dans l'Atlantique septentrional.

Les espèces du groupe *Peridinium* (Fig. 7), en particulier *P. avellana* et *P. conicoides*, ont été observées en grande abondance au Nord d'une ligne reliant le Sud de l'Islande à l'Écosse.

Cependant, d'après les informations de Dale (1976) et nos propres observations, les fréquences relatives des espèces oblates et brunes varient dans une très forte proportion en fonction des méthodes de traitement physico-chimiques. Les valeurs relevées peuvent être, en conséquence, difficilement comparables et seules ont été retenues les informations semi-quantitatives, indépendamment du total des autres kystes.

En ce qui concerne *Operculodinium centrocarpum* (Fig. 8), cette espèce n'est jamais dominante dans nos prélèvements. Les valeurs maximales observées concernent certains sites du chenal de Rockall et du Sud de l'Islande. Cependant, divers centres de distribution ont été définis sur l'ensemble de l'Atlantique. Ces centres correspondent aux zones des fjords norvégiens et de la Baltique, aux domaines estuariens et côtiers au Nord du Cap Hatteras ainsi qu'aux régions océaniques au large de l'Argentine, de l'Afrique du Sud-Ouest, et du Gulf Stream (Dale, 1976 ; Wall et al., 1977 ; Harland, 1973 ; Williams, 1974).

2. *Les espèces accessoires.*

Leptodinium paradoxum (Fig. 3) est toujours un élément mineur des associations. Sa représentation maximum correspond au domaine situé au Sud des Açores. Cette espèce est commune dans les thanatocénoses océaniques des sédiments atlantiques tropicaux (Wall et al., 1977).

Leptodinium patulum est spécialement bien représenté au large du Portugal (26 %). Des valeurs légèrement plus basses ont été observées vers les latitudes plus méridionales de l'Atlantique (Wall et al., 1977).

Rare dans le Golfe de Gascogne, *Leptodinium striatulum* est une espèce commune (16 %) au Sud des Açores (site 20) et sous les latitudes tropicales (Wall et al., 1977).

Spiniferites elongatus présente son développement optimal (10 %) dans le chenal de Rockall. Rare ou absent dans le domaine côtier britannique (Reid, 1975) et dans les dépôts pélagiques atlantiques (Wall et al., 1977).

Source : MNHN, Paris

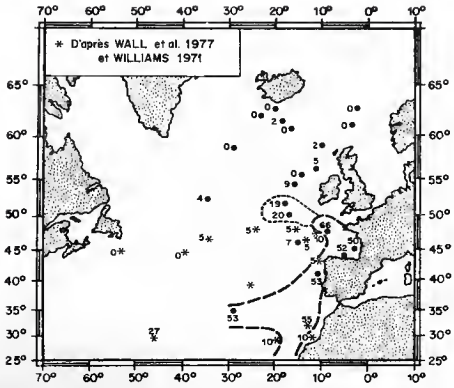


Fig. 5. — Distribution de *Leptodinium aculeatum* (%).

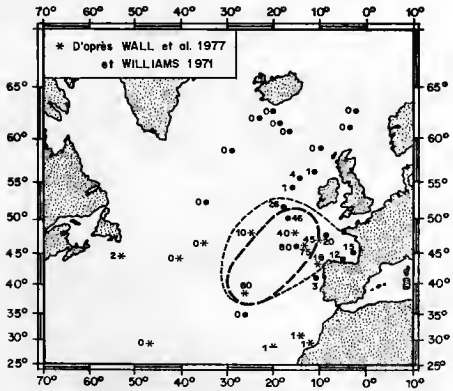


Fig. 6. — Distribution de *Spiniferites mirabilis* (%).

Source : MNHN, Paris

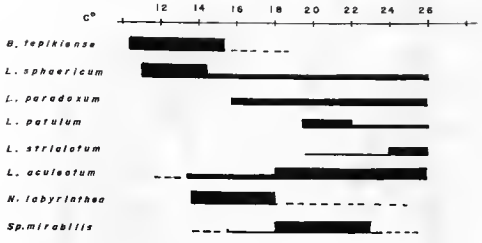


FIG. 9. — Distribution des espèces en fonction de la température estivale de surface.

II. — RELATIONS KYSTES DE DINOFLAGELLÉS ET ENVIRONNEMENT

La diversité des aires de distribution des espèces de Dinoflagellés montre que les caractères spécifiques de l'environnement ne sont pas identiques sur l'ensemble de la zone. L'interdépendance des différents facteurs du milieu susceptibles de contrôler la composition qualitative des thanatocénoses fait qu'il est souvent difficile, cependant, d'en dégager le ou les paramètres déterminants. Trois grands types de facteurs peuvent être évoqués : l'éloignement de la côte, la latitude, les masses d'eau et la circulation océanique.

1. *La distribution horizontale.*

A la suite des informations recueillies en milieu océanique au cours de cette étude et compte tenu des connaissances acquises antérieurement en domaine de plateforme, il est possible de préciser la distribution horizontale des principaux types de kystes de Dinoflagellés.

Ainsi, *Spiniferites bulloideus*, bien représenté près des côtes britanniques (REID, 1974), et *Lingulodinium machaerophorum*, élément essentiel des thanatocénoses estuariennes françaises et britanniques (REID, 1974 ; MORZADEC-KERFOURN, 1976), sont très rares ou absents dans nos prélèvements. Ces deux espèces ont une distribution préférentielle correspondant aux biotopes néritiques.

A l'inverse, *Spiniferites mirabilis*, *Nematosphaeropsis labyrinthea* et l'ensemble du groupe *Leptodinium* ont une représentation optimale en milieu océanique et sont rarement signalés dans les associations du plateau continental limitrophe.

Enfin, dans le groupe intermédiaire composé d'espèces fréquentant à la fois les biotopes océaniques et néritiques, on peut citer *Operculodinium centrocarpum*, *Bitectatodinium tepikiense* et le groupe *Peridinium* (type *P. avellana* (MEUNIER et *P. conicoides*, PAULSEN).

2. *La latitude.*

L'aire géographique inventoriée au cours de cette étude recoupe une succession de zones climatiques correspondant à des températures moyennes estivales de surface, s'échelonnant entre 11°C et 25°C.

La figure 9 établie en fonction du développement de diverses espèces lié aux températures des eaux de surface montre que l'abondance optimale des kystes de Dinoflagellés correspond à des domaines climatiques bien délimités et variables selon les taxons.

Source : MNHN, Paris

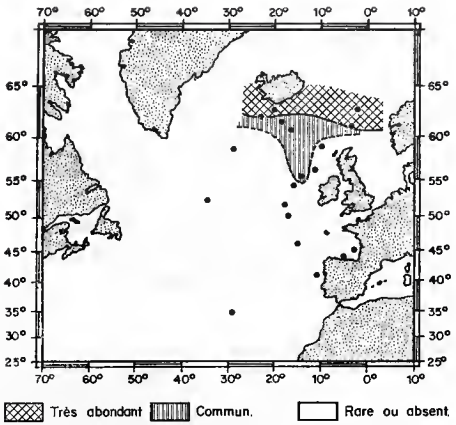


Fig. 7. — Distribution du groupe *Peridinium* (estimations semi-quantitatives).

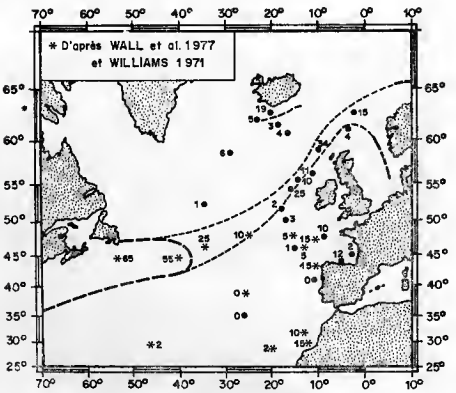


Fig. 8. — Distribution d'*Operculodinium centrocarpum* (%).

Source : MNHN, Paris

C'est ainsi que différentes associations basées sur l'importance relative des espèces dominantes se succèdent depuis les latitudes septentrionales selon un schéma parallèle aux zones climatiques défini par HALL (1964) dans l'Atlantique nord :

— *La zone tempérée froide* est caractérisée par la présence de deux types d'association, la première définie par *Bitectatodium tepikiense*, la seconde correspond aux deux espèces cardinales *Leptodinium sphaericum* et *Nematosphaeropsis labyrinthea*. C'est également dans cette zone que l'on observe le développement optimal du groupe *Peridinium*. Bien qu'aucun échantillon de notre propre étude ne soit situé dans la *zone tempérée intermédiaire* (Mild temperate), les données recueillies par WILLIAMS (1971) tendraient à montrer qu'elle correspond à l'association caractérisée par *N. labyrinthea* dominant.

— *La zone tempérée chaude*. Deux types d'associations représentent cette zone, l'une caractérisée par *Leptodinium aculeatum* près de la marge continentale, l'autre définie par l'abondance de *Spiniferites mirabilis* plus au large.

— Les rares données océaniques concernant le *domaine climatique tropical* suggèrent cependant que cette zone pourrait se définir par une thanatocénose à *Leptodinium* où *L. patulum* serait l'espèce cardinale.

3. *Les masses d'eau et la circulation océanique.*

Au sein d'une même zone climatique, plusieurs types de thanatocénoses peuvent apparaître (voir ci-dessus). Le facteur température ne peut donc être le seul paramètre responsable de la composition qualitative des associations. Étudiant le plancton atlantique, FRASER (1969) montre que certaines espèces d'une même zone géographique sont intimement liées à des masses d'eau et à leurs déplacements. Plus récemment, REID (1975) met en évidence des relations entre la distribution des kystes de Dinoflagellés et la présence de diverses masses d'eau dans les zones côtières britanniques.

Certaines espèces de plancton, aux exigences écologiques très précises, peuvent donc être utilisées en tant que « marqueurs » ou « espèces indicatrices » de masses d'eau.

En ce qui concerne les kystes de Dinoflagellés déposés en milieu océanique, il apparaît que la distribution des espèces cardinales peut être reliée à un environnement superficiel ou « masse d'eau écologique » dont l'individualisation et la position géographique sont contrôlées par la circulation océanique générale.

— C'est ainsi que l'abondance de *Peridinium* semble coïncider avec la présence de l'eau subarctique véhiculée au contact de la dérive nord-atlantique par le courant est-islandais. Selon MARTIN (1966), cette eau est moins salée et plus riche en sels nutritifs que l'eau atlantique pénétrant en mer de Norvège au large des îles Faeroe.

— La thanatocénose à *Leptodinium sphaericum-Nematospheropsis labyrinthea* est remarquablement localisée dans la zone d'influence de la convergence sub-arctique (LAZIER, 1973 ; RUNNIMAN et GLOVER, 1975), lieu de contact des eaux issues de la mer du Labrador et des eaux de la dérive nord-atlantique.

La thanatocénose à *Leptodinium aculeatum* dominant est caractéristique de la branche du courant nord-atlantique qui diverge vers l'Est, pénètre dans le Golfe de Gascogne, longe les côtes du Portugal et s'individualise le long des côtes africaines sous le nom de Courant des Canaries. La partie méridionale de cette zone est le siège de résurgences océaniques permanentes ou semi-permanentes et il est possible que cette thanatocénose soit en liaison étroite avec un environnement superficiel, riche en éléments nutritifs.

L'association à *Spiniferites mirabilis* est bien individualisée au centre du mouvement anticyclonique défini dans le domaine précédent. Cette gyre superficielle pourrait induire en son centre, par suite de son isolement relatif, un environnement déficitaire en sels dissous.

Enfin, on peut observer que les informations recueillies au cours de cette étude sur la distribution d'*Operculodinium centrocarpum* permettent de préciser l'aire de distribution de cette espèce,

Source : MNHN, Paris

liée au flux d'eau superficielle qui, du Cap Hatteras aux fjords de Norvège, prend en écharpe l'ensemble de l'Atlantique nord-oriental. Il faut souligner cependant qu'au niveau de la branche principale de la dérive nord-atlantique baignant la marge britannique, l'abondance relative de cette espèce est fortement affectée par le développement optimal de *Bitectatodinium tepikiense*.

III. — Évolution des thanatocénoses à l'holocène dans le chenal de Rockall

Le modèle actuel de distribution des kystes de Dinoflagellés fait apparaître des relations étroites avec divers paramètres de l'environnement, en particulier la température et l'hydrologie. A la suite de ces observations, il nous a paru intéressant d'examiner dans quelle mesure les paléothanatocénoses pouvaient apporter des informations sur l'évolution temporelle du climat et de la circulation océanique.

Dans cette optique, une étude microplanctonique a été réalisée sur des sédiments du Quaternaire terminal de trois carottes prélevées dans le chenal de Rockall (coordonnées en annexe). L'analyse biostratigraphique [1] effectuée sur les carottes C 73103, C 73136 et C 73139 B, sur la base des associations de Foraminifères planctoniques, montre que la sédimentation holocène est complète et continue. La présence d'un lit de cendres volcaniques (ash zone) bien individualisé à la base de l'Holocène et daté de 9300 ans B. P. (Ruddiman et Glover, 1975) apporte par ailleurs une information chronostratigraphique.

1. *Résultats* (Fig. 10-11-12).

L'examen des diagrammes relatifs à ces trois sondages fait apparaître la présence de deux types de paléothanatocénoses dont l'évolution dans le temps est dans l'ensemble identique.

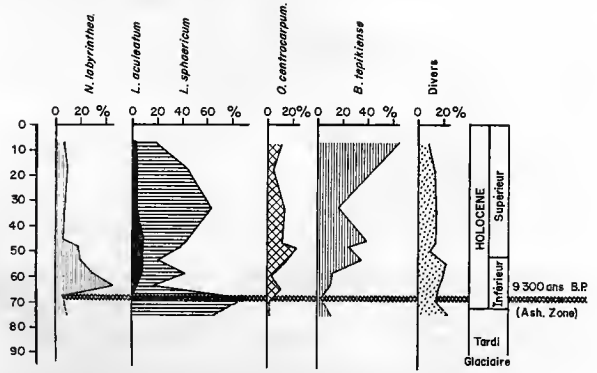


Fig. 10. — Abondance relative des principaux types de Dinoflagellés dans la carotte C. 73103.

1. Nous remercions vivement M. Cl. Pujol (Département de Géologie et Océanographie) pour la communication des résultats de cette analyse.

Source : MNHN, Paris

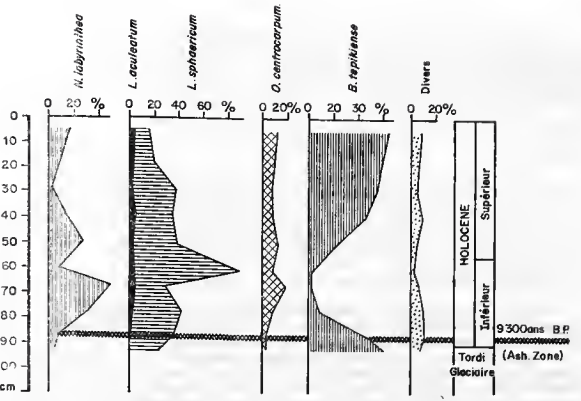


Fig. 11. — Abondance relative des principaux types de Dinoflagellés dans la carotte C. 73136.

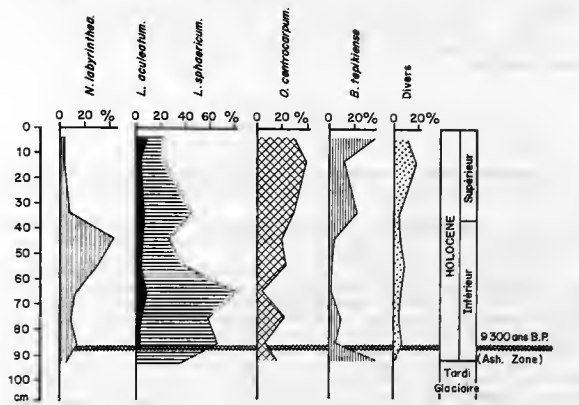


Fig. 12. — Abondance relative des principaux types de Dinoflagellés dans la carotte C. 73139 B.

Source : MNHN, Paris

— A la base de l'Holocène, l'association est caractérisée par les forts pourcentages de *Leptodinium sphaericum* et *Nematosphaeropsis labyrinthea*. Les autres espèces *Bitectatodinum tepikiense* et diverses *Spiniferites* sont accessoires. On note cependant les valeurs élevées d'*Operculodinium centrocarpum* dans la carotte C 73139 B.

— Au sommet, au cours de l'Holocène supérieur (Pujol et Turon, 1974), on observe l'installation progressive de la thanatocénose actuelle à *Bitectadodinium tepikiense*.

2. *Discussion.*

L'interprétation de ce type d'évolution en fonction des résultats acquis sur les associations actuelles permet de mettre en évidence deux types de renseignements paléoécologiques.

• *D'un point de vue climatique*, les associations à *L. sphaericum-N. labyrinthea* d'une part, et *B. tepikiense* d'autre part, correspondent actuellement à la zone tempérée froide. Les températures de surface au large des Iles britanniques ne semblent donc pas avoir évolué depuis le début de l'Holocène.

• *Considérations paléohydrologiques.*

De nos jours, l'association à *Nematosphaeropsis labyrinthea-Leptodinium sphaericum* n'apparaît pas dans le chenal de Rockall. Elle est observée plus à l'Ouest dans l'Atlantique nord près de la ride médio-atlantique dans la zone d'influence de la convergence sub-arctique.

Compte tenu de ces observations, la présence de cette association près des Îles britanniques au début de l'Holocène, suggère qu'au cours de cette période, le schéma hydrologique dans la zone étudiée était différent du schéma actuel. Il est ainsi possible d'envisager qu'au début du réchauffement postglaciaire, la convergence sub-arctique occupait une position plus orientale que de nos jours. Le contact entre les eaux du Labrador et la dérive nord-atlantique pouvait alors déterminer le développement de l'association à *Nematosphaeropsis labyrinthea* et *Leptodinium sphaericum* dans le chenal de Rockall. Cette convergence aurait par la suite progressé vers l'Ouest jusqu'à sa situation actuelle.

Il faut noter que ces conclusions sont parfaitement en accord avec l'évolution hydrologique de l'Atlantique nord telle qu'elle a été décrite par Ruddiman et Glover (1975) sur la base des Foraminifères planctoniques.

CONCLUSIONS

L'abondance relative des espèces de kystes de Dinoflagellés observées dans les sédiments profonds de l'Atlantique nord-oriental a conduit à envisager les différents facteurs pouvant contrôler leur distribution.

Certaines espèces paraissent liées à des biotopes néritiques. D'autres sont exclusivement présentes en milieu océanique. Une troisième classe, dite intermédiaire, fréquente à la fois les domaines de plateforme continentale et les zones océaniques.

Les différentes espèces observées montrent des limites de répartition liées aux conditions climatiques des eaux de surface. Dans le domaine étudié, des relations étroites entre thanatocénoses et zones climatiques ont pu être dégagées, en particulier les associations à *Bitectatodinium tepikiense* et *Leptodinium sphaericum-Nematosphaeropsis labyrinthea* caractérisent la zone tempérée froide tandis que les thanatocénoses à *Spiniferites mirabilis* et *Leptodinium aculeatum* caractérisent les environnements tempérés chauds.

Le facteur climatique, cependant, ne peut à lui seul déterminer la composition qualitative des associations. A partir de la répartition des centres de distribution de diverses espèces, il est possible de relier les thanatocénoses à des « masses d'eau écologiques » de surface, dont les caractéristiques physico-chimiques et la localisation géographique sont fonction du schéma hydrodynamique actuel.

La présence d'une paléothanatocénose à *L. sphaericum* et *N. labyrinthea* dominants dans les dépôts de l'Holocène inférieur suggère qu'à cette époque la zone d'influence de la convergence subarctique (localisée à l'heure actuelle près de la ride médio-atlantique) se situait à proximité de l'Irlande. Cette hypothèse s'intègre parfaitement avec l'évolution du schéma paléohydrologique de l'Atlantique nord au Quaternaire terminal tel qu'il a été défini à partir de la microfaune planctonique.

En conclusion, les données nouvelles recueillies dans cette étude sur les populations actuelles et l'intégration de ces données aux associations fossiles montrent que l'utilisation des kystes de Dinoflagellés est susceptible d'apporter des renseignements intéressants sur les fluctuations spatio-temporelles des environnements océaniques.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 197.

BIBLIOGRAPHIE

Dale B., (1976). — Cyst formation, sedimentation and preservation : factors affecting Dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheims fjord, Norway. *Rev. Paleobotan. Palynol.*, Amsterdam, 22 : 39-60.

Davey R. J., (1971). — Palynology and palaeo-environmental studies, with special reference to the continental shelf sediments of south Africa. Proc. II Plankt. Conf., Rome, 1970, Farinacci ed. : 331-347.

Davey R. J. et Rogers J., (1975). — Palynomorph distribution in recent off shore sediments along two traverses off south west Africa. *Mar. Geol.*, Amsterdam, 18 : 213-225.

Fraser J. H., (1969). — Variability in the Oceanic Content of plankton in the Scottish Area. Progress in Oceanography, London, Braarud ed., 5 : 149-160.

Hall C. A. Jr., (1964). — Shallow-water marine climates and molluscan provinces. *Ecology*, 45, 2 : 226-234.

Harland R., (1973). — Quaternary (Flandrian ?) dinoflagellate cyst from the Grand Banks off New foundland-Canada. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 16 : 229-242.

Harland R., (1977). — Recent and late Quaternary dinoflagellate cysts from marine continental shelf sedi, ments around the British isles. *Palaeontographica*. Stuttgart, B., 164 : 87-126.

Lazier J. R. N., (1973). — The renewal of Labrador sea water. *Deep Sea Research*, 20 : 341-353.

Martin J. H. A., (1966). — Bottom waters of Faeroe-Shetland Channel. Some Contemporary Studies in Marine Science, London, Barnes ed. : 469-478.

Morzadec-Kerfourn M. T., (1976). — La signification écologique des Dinoflagellés et leur intérêt pour l'étude des variations du niveau marin. *Rev. Micropaléontologie*, Paris, 18, 4 : 229-235.

Pujol C. et Turon J. L., (1974). — Paléoclimatologie et stratigraphie du Quaternaire terminal du Golfe de Gascogne déduites de l'analyse des Foraminifères planctoniques et des ensembles sporopolliniques des sédiments marins. Boréas, Oslo, 3 : 99-104.

Reid P. C., (1974). — Gonyaulacaccan dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hedwigia*, 25 : 579-637.

Reid P. C., (1975). — A regional sub-division of dinoflagellate cysts from the British Isles. *New-Phytol.*, 75 : 589-603.

Rossignol M., (1969). — Sédimentation palynologique dans le domaine marin quaternaire de Palestine. *Notes et Mém. Moyen-Orient*, X, 272 p.

Ruddiman W. F. et Glover L. K., (1975). — Subpolar North Atlantic Circulation at 9300 years B.P. Faunal evidence. *Quaternary Research*, 5 : 361-389.

Traverse A. et Ginsburg R. N., (1966). — Palynology of the surface sediments of the Great Bahama Bank as related to water movement and sedimentation. *Mar. Geol.*, 4, 6 : 417-459.

Wall D., (1967). — Fossil microplancton in deep sea cores from the Caribbean Sea. *Palaeontology*, 10, 1 : 95-123.

Wall D., Dale B., Lohmann G. P. et Smith W. K., (1977). — The environmental and climatic distribution of Dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the north and south Atlantic ocean and adjacents seas. *Mar. Micropaleontol.*, 2 : 121-200.

Williams D. B., (1971). — The occurrence of dinoflagellates in marine sediments. Micropal. Oceans Cambridge, Funnel et Riedel : 231-243.

ANNEXE
COORDONNÉES DES PRÉLÈVEMENTS

N° station	N° prélèvement	Latitude N	Longitude W	Profondeur (m)
		SÉDIMENTS SUPERFICIELS		
1	KR 7702	52°42'6	36°05'	3 750
2	KR 7703	57°56'3	29°07'8	2 270
3	KR 7706	62°00'9	24°29'2	1 386
4	KR 7714	62°27'4	20°24'7	1 457
5	KR 7713	61°20'	18°25'5	2 368
6	KR 7712	60°56'2	17°44'5	2 525
7	KR 73105	63°00'9	01°58'8	1 947
8	KR 73104	61°58'8	02°30'4	1 621
9	KR 73102	58°05'2	10°43'	2 005
10	KR 73101	56°19'	11°33'4	2 588
11	KR 73110	55°36'	14°28'8	2 216
12	C 73139 B	54°38'	16°18'7	2 184
13	KR 73111	51°29'2	17°41'3	4 654
14	KR 73112	50°08'9	17°22'1	4 787
15	KR 72103	46°46'2	08°41'	3 750
16	C 6950	45°04'7	02°57'3	1 877
17	C 6970	43°49'9	04°30'	2 520
18	KP 7469	45°27'6	13°30'6	3 670
19	HS 02	40°55'3	10°35'	4 200
20	IN MD 69	34°48'08	26°11'7	4 675
		CAROTTES		
	C 73103	56°16'9	11°34'7	2 602
	C 73136	55°34'3	14°27'2	2 189
	C 73139 B	54°38'	16°18'7	2 184

Source : MNHN, Paris

LES KYSTES DE DINOFLAGELLÉS ET LE CLIMAT : *HEMICYSTODINIUM ZOHARYI* (ROSSIGNOL), ESPÈCE INDICATRICE D'ARIDITÉ AU QUATERNAIRE

par

M. T. Morzadec-Kerfourn *

Résumé. — Le kyste de Dinoflagellés : *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol) est adapté actuellement à des eaux à forte salinité (Wall et al, 1977). Les formes fossiles sont localisées dans les estuaires et les baies abandonnés par la mer lors de régressions quaternaires : au Prétiglien en Manche occidentale, à la fin de la dernière glaciation, vers 31 000 B.P. et 18 000 B.P., en Méditerranée occidentale. Pour le développement de ce kyste, le degré de salinité est plus important que la température. C'est un bon indicateur d'environnement aride.

Summary. — The Dinoflagellate cyst : *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol) has adapted to highly saline waters (Wall et al, 1977). Fossil species occurs in estuaries and bays left by the sea during quaternary regressions : a) during pretiglien regression in the western approaches of the English Channel, b) near 31 000 B.P. and 18 000 B.P. in the western part of the Mediterranean, at the end of the last glaciation. Salinity is more important than temperature for the development of the cyst ; it indicates arid conditions.

La répartition des kystes de Dinoflagellés dans les sédiments récents est soumise aux variations écologiques du milieu. Sur le plateau continental, plus que la température, la salinité et la luminosité sont les facteurs importants de cette régulation. Cependant, dans beaucoup de cas, le climat intervient dans les modifications des caractères du milieu littoral. Un bassin isolé du domaine marin franc est susceptible de dessalure par augmentation de l'apport fluviatile, de sursalure par évaporation. Donc, les composants humide et aride du climat peuvent éventuellement être mis en évidence par les associations de Dinoflagellés.

L'étude de la distribution des kystes de Dinoflagellés dans l'Océan Atlantique (Wall et al., 1977) montre que les lagunes et les estuaires à haute salinité des îles tropicales et subtropicales (Bermuda, Bahama, Jamaïca, Puerto Rico) sont les centres de dispersion de *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol), kyste du genre *Pyrodinium* Plate. Ce kyste n'a jamais été rencontré dans les sédiments marins récents de l'Atlantique nord ou de la Méditerranée (Rossignol, 1961, 1969 ; Williams, 1971 ; Reid, 1974, 1975 ; Morzadec-Kerfourn, 1976, 1977 a, 1979 ; Wall et al., 1977). *H. zoharyi* est par contre présent dans les sédiments de nombreux sondages en Méditerranée (Rossignol, 1962, 1969 ; Alhisi et al., 1978 ; Morzadec-Kerfourn, 1979) ainsi que dans les dépôts estuariens plio-pleistocène de Bretagne septentrionale (Morzadec-Kerfourn, 1977 b).

* Institut de Géologie et Équipe de Recherche du C.N.R.S. : Anthropologie, Préhistoire, Protohistoire et Quaternaire armoricains, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex.

Source : MNHN, Paris

I. — La représentation de *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol) pendant la dernière glaciation dans le Golfe de Gabès (Méditerranée occidentale).

De forts pourcentages de *Hemicystodinium zoharyi* existent dans les sédiments carottés dans le fond du Golfe de Gabès en KST 10, KST 19, KST 21 (Fig. 1) à deux reprises entre 31.000 et 18.000 années B.P. (Morzadec-Kerfourn, 1979 ; Délibrias et Evin, 1979).

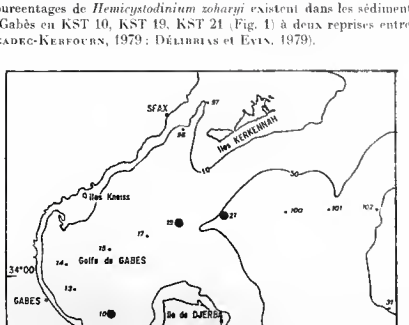


Fig. 1. — Localisation des sondages étudiés (KST 10, KST 19, KST 21) dans le Golfe de Gabès (d'après Morzadec-Kerfourn, 1979).

En KST 10 (Fig. 2), dans le fond du Golfe (— 23 m) à la base du sondage, à 2 m, l'association de Dinoflagellés est monospécifique à *H. zoharyi*. Le caractère monospécifique de la population de Dinoflagellés dénote l'existence de conditions exceptionnelles auxquelles seule une espèce s'est adaptée. Ce niveau a été daté par le radiocarbone de 28.340 ± 660 B.P. (Gif 4538), donc d'une phase froide et de régression du niveau marin de la dernière glaciation (Shalkleton et Opdyke, 1976). Dans ce secteur de la mer Pélagienne, la sédimentation est uniquement carbonatée, l'apport fluviatile est nul. L'assèchement d'une lagune abandonnée par la mer lors de la régression a donc permis le développement et la prolifération de *H. zoharyi*. Au-dessus de ce niveau à 1,80 m, un plancton plus marin s'installe progressivement dans la lagune avec *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre et Cookson), 44 %, *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg). *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre et Cookson),

Source : MNHN, Paris

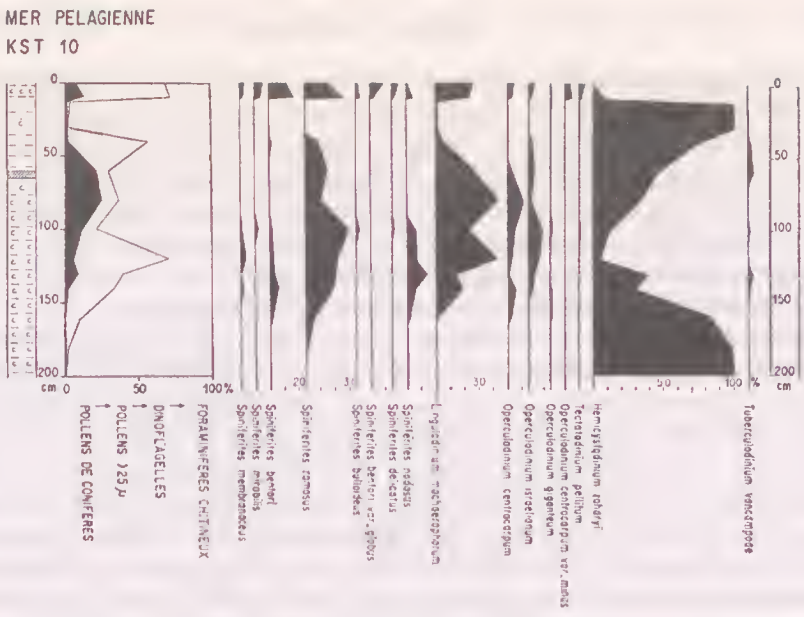


FIG. 2. — Diagramme de répartition des kystes de Dinoflagellés dans les sédiments du sondage KST 10 (MORZADEC-KERFOURN, 1979).

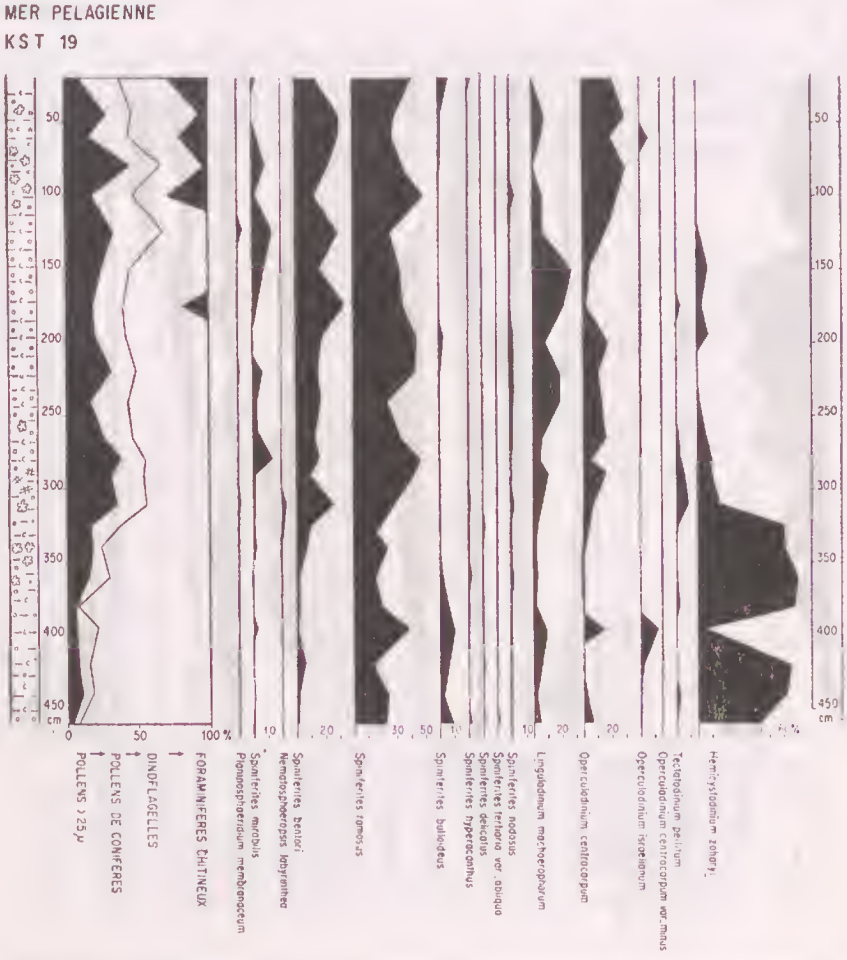


FIG. 3. — Diagramme de répartition des kystes de Dinoflagellés dans les sédiments du sondage KST 19 (MORZADEC-KERFOURN, 1979).

O. israelianum (Rossignol). Ces kystes caractérisent la zone côtière interne définie dans la mer Pélagienne (Morzadec-Kerfourn, 1979) ; ils accompagnent la transgression marine dans le fond du Golfe de Gabès. Il faut noter au début et à la fin de la transgression la présence de *Tuberculodinium vancampoae* (Rossignol). Lorsque la mer s'éloigne, la lagune évolue de nouveau en circuit fermé avec augmentation de la salinité et prolifération de *H. zoharyi*. Cette seconde phase a été datée, au sommet, de 21.240 ± 150 B.P. (Ly 1717) et appartient donc à la grande régression dont le maximum est atteint vers 18.000-17.000 années B.P. La sédimentation versilienne débute à 10 cm de la surface et se marque par un changement brutal de la composition de l'association des Dinoflagellés.

En KST 19 (Fig. 3), plus au large à — 43 m, les deux phases à *H. zoharyi* se retrouvent à la base du sondage entre 4,50 m et 3 m. La transgression est marquée par le développement du plancton de la zone côtière externe à *Operculodinium centrocarpum* et *O. israelianum*. Ces phases sont contemporaines de celles du sondage KST 10. La régression inférieure a été datée de 27.230 ± 1.000 B.P. (Ly 1728), le sommet du niveau régressif supérieur de 18.350 ± 440 B.P. (Ly 1727). La salinité dans la lagune est certainement ici moins élevée, le taux maximum de *H. zoharyi* étant de 65 %. La tranche d'eau qui s'est maintenue est plus épaisse vers le large, la sédimentation s'est d'ailleurs poursuivie en ce point jusqu'à 18.000 B.P. environ au lieu de 21.000 B.P. dans le fond du golfe. La sédimentation, si elle a été continue, est extrêmement faible, 1 mm en moyenne par an pour les trois phases réunies. Le second épisode régressif est accompagné entre 3,50 m et 3 m par un fort développement d'*Artemisia* indiquant des conditions à caractère steppique (Brun, 1979).

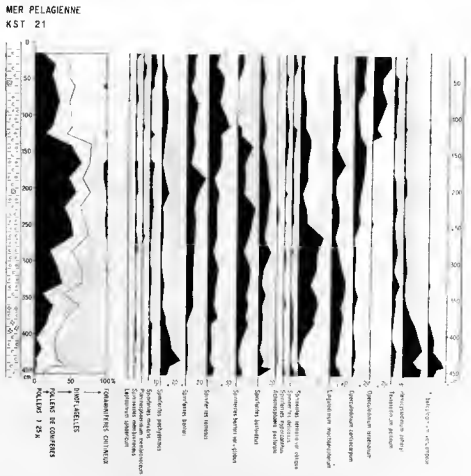


Fig. 4. — Diagramme de répartition des kystes de Dinoflagellés dans les sédiments du sondage KST 21 (Morzadec-Kerfourn, 1979).

Source : MNHN, Paris

En KST 21 (Fig. 4), à — 52 m, deux épisodes régressifs à *H. zoharyi* sont encore décelables entre 4,60 m et 3,60 m. Datés par le radiocarbone respectivement de 31.160 ± 2.000 B.P. (Ly 1712) et de 27.120 ± 1.030 (Ly 1678), ils montrent le synchronisme du phénomène sur l'ensemble du fond du Golfe. Au-delà de cette profondeur, l'association à *H. zoharyi* n'a pas été rencontrée dans les sondages. On note seulement dans le fossé de Jarrafa à — 295 m la présence de kystes *H. zoharyi* allochtones entre 23.000 et 17.000 B.P. La teneur en sel en KST 21 est plus proche de la normale, *H. zoharyi* se situe autour de 20 % et le plancton de la zone côtière-océanique à *Spiniferites pachydermus* (Rossignol) se maintient. *H. zoharyi* est accompagné ici de forts pourcentages de *Tuberculodinium van campoae*. C'est une espèce également de milieu sursalé, mais sa tolérance à la sursalure est moindre. Dans KST 10 elle est présente dans la lagune au début et au déclin de la transgression, elle est éliminée par *H. zoharyi* au moment de l'optimum de la salinité.

Dans le Golfe de Gabès, à l'Ouest d'une ligne allant des îles Kerkennah à l'île de Djerba, aux périodes froides et régressives de la dernière glaciation ≃ 31.000 B.P. et ≃ 18.000 B.P. correspond la formation de lagunes sursalées, témoins de l'aridité de l'environnement immédiat. La phase transgressive qui les sépare, ≃ 27.000 B.P., a été brève mais de grande ampleur puisqu'elle a atteint le point KST 10 près du littoral actuel. Elle apporte dans la lagune un plancton qui vient s'ajouter à celui déjà existant. La réponse des Dinoflagellés aux variations du milieu n'est pas spontanée ; il y a toujours passage progressif dans le temps d'un assemblage de kystes à un autre.

11. — Présence de *Hemicystodinium zoharyi* (Rossignol) dans les sédiments de Pont-Rouz en Queinperven (Bretagne).

Des sédiments estuariens, riches en coquilles d'huîtres, sont conservés dans la vallée du Guindy à Pont-Rouz à 35 m d'altitude NGF (Fig. 5). Ce dépôt renferme de nombreux grains de pollen à affinité tertiaire. Leur disparition, en particulier celle des Taxodiacées à 4 m de profondeur, permet d'attribuer un âge Reuverien à la base du sondage et un âge Prétiglien au sommet (Morzadec-Kerfourn, 1977 b).

Fig. 5. — Localisation du gisement de Pont-Rouz, dans la vallée du Guindy (Côtes-du-Nord) (Morzadec-Kerfourn, 1977b).

Source : MNHN, Paris

FIG. 6. — Diagramme pollinique et de répartition des Kystes de Dinoflagellés dans les sédiments du sondages de Pont-Rouz en Quemperven (Côtes-du-Nord) (MORZADEC-KERFOURN, 1977b).

Source MNHN, Paris

Les kystes de Dinoflagellés sont présents dans les niveaux à huîtres dès 4,50 m (Fig. 6). L'association est caractéristique de la zone côtière telle qu'elle a été définie dans le Golfe de Gabès : forts pourcentages de *O. centrocarpum*, de *L. marchaerophorum* ; elle se maintient pendant la Reuverien jusqu'à 4 m. A la base du Prétiglien, entre 4 et 3,50 m, *O. centrocarpum* disparaît au profit de *L. machaerophorum* et de *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) (déterminé *S. furcata*). Ce fait semble indiquer un léger recul de la mer. A 3,50 m, alors que les huîtres disparaissent, *H. zoharyi* se développe, sans jamais toutefois dépasser des pourcentages de l'ordre de 20. Il se passe au moment de la régression prétiglienne un phénomène comparable à celui observé dans le Golfe de Gabès. A Pont-Rouz, le développement de *H. zoharyi* est accompagné par une extension des Graminées, une croissance de *Artemisia* et une chute d'*Alnus*. Ces caractères de la végétation indiquent l'apparition au cours du Prétiglien, de conditions plus arides que celles existant au Reuverien en Bretagne septentrionale.

Un climat analogue à celui régnant en Méditerranée occidentale à la fin de la dernière glaciation (aridité et basse température) a pu s'établir en Manche occidentale au cours du Prétiglien. La disparition précoce des Taxodiacées au cours du Reuverien dans le Sud-Est de la France est attribuée à l'apparition d'une sécheresse estivale (Michaux et al., 1979). En Bretagne, une diminution importante des précipitations jointe à une baisse de température au début du Prétiglien peuvent également expliquer le recul des Taxodiacées.

III. — Conclusion.

Hemicystodinium zoharyi, en étant particulièrement adapté à des eaux à forte teneur en sel, est un bon indicateur d'environnement aride. Les formes actuelles sont localisées dans les lagunes des zones tropicale et sub-tropicale (Wall et al. 1977). Les formes fossiles se rencontrent par contre dans les estuaires et baies abandonnés par la mer lors des régressions quaternaires : au Prétiglien en Manche occidentale, à la fin de la dernière glaciation en Méditerranée. La présence de ces kystes implique l'existence de conditions arides, nécessaires à l'obtention d'une sursalure et ceci quelle que soit la température.

BIBLIOGRAPHIE

Aloisi J.-C., Monaco A., Planchais N., Thommeret J. et Y. (1978). — The Holocene transgression in the Golf du Lion, Southeastern France : Paleogeographic and Paleobotanical evolution. *Geogr. phys. Quat.*, XXXII, (2) : 145-162. Montréal.

Brun A. (1979). — Étude des organismes, E. Spores et pollen — *In* la mer Pélagienne, *Géologie Méditerranéenne*, 6, 1 : 247-264. Marseille.

Délibrias G. et Evin J. (1979). — Évolution depuis le Quaternaire, A. Datation par le Carbone 14 — *In* la mer Pélagienne, *Géologie Méditerranéenne*, 6, 1 : 285-289. Marseille.

Michaux J., Suc J. P. et Vernet J. L. (1979). — Climatic inference from the history of the Taxodiaceae during the Pliocene and the early pleistocene in Western Europe. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 27 : 185-191. Amsterdam.

Morzadec-Kerfourn M. T. (1976). — La signification écologique des Dinoflagellés et leur intérêt pour l'étude des variations du niveau marin. *Rev. Micropaléont.*, 18, (4) : 229-235. Paris.

Morzadec-Kerfourn M. T. (1977*a*). — Les kystes de Dinoflagellés dans les sédiments récents le long des côtes bretonnes. *Rev. Micropaléont.* 20, (3) : 157-166. Paris.

Morzadec-Kerfourn M. T. (1977*b*). — La limite Pliocène-Pleistocène en Bretagne. *Boreas*, 6 : 275-283. Oslo.

Morzadec-Kerfourn M. T. (1979). — Étude des organismes. D. Les kystes de Dinoflagellés — *In* la mer Pélagienne, *Géologie Méditerranéenne*, 6, 1 : 221-246. Marseille.

Reid P. C. (1974). — Gonyaulacacean Dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hedwigia*, 25 : 579-638. Lehre.

Reid P. C. (1975). — A regional subdivision of Dinoflagellate cysts around the British Isles. *New Phytol.*, 7 (2) : 589-603. Oxford.

Rossignol M. (1961). — Analyse pollinique de sédiments quaternaires en Israël. I : Sédiments récents. *Pollen et Spores*, 3, (2) : 303-324. Paris.

Rossignol M. (1962). — Analyse pollinique de sédiments marins quaternaires en Israël. II : Sédiments pleistocènes. *Pollen et Spores*, 4, (1) : 121-148. Paris.

Rossignol M. (1969). — Sédimentation palynologique dans le domaine marin quaternaire de Palestine. *Notes, Mém. Moyen-Orient*, 10 : 1-272. Paris.

Shalkleton N. J. et Opdyke N. D. (1976). — Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core V 28-238, Late Pliocene to latest Pleistocene. *In* Investigation of late Quaternary palaeoceanography and palaeoclimatology. *Mem. geol. Soc. Am.*, 145 : 449-464.

Wall D., Dale B., Lohman G. P. and Smith W. K. (1977). — The environmental and climatic distribution of Dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropalaeontology*, 2 : 121-200. Amsterdam.

Williams D. B. (1971). — The occurrence of Dinoflagellates in marine sediments. *In* the Micropalaeontology of Oceans. Funnel B. M. and Riedel W. R. Edit. : 231-243. Cambridge.

Source : MNHN, Paris

PALEOCLIMATOLOGICAL ASPECTS OF DINOFLAGELLATE ASSEMBLAGES FROM THE APTIAN-ALBIAN « MARNES NOIRES » NEAR VERGONS, ALPES DE HAUTE PROVENCE, S.E. FRANCE

par

A. W. van Erve *, P. L. de Boer ** and A. R. Fortuin ***

Résumé. — Les kystes de Dinoflagellés des marnes noires — « alboaptiennes » prés de Vergons ont été étudiés dans le cadre de l'environnement climatique et sédimentaire qui caractérise le Crétacé moyen. L'accélération de la dérive continentale à cette époque semble avoir été à l'origine d'une série d'événements tels que : accroissement des chaînes intra-océaniques, élévation du niveau marin et transgression généralisée ; élévation généralisée de la température ; décroissement des différences climatiques latitudinales ; ralentissement de l'approvisionnement du système marin en oxygène ; modification de la sédimentation carbonatée.

Coïncidant avec ces phénomènes, on observe une importante prolifération des espèces de Dinoflagellés.

Les données palynologiques s'accordent bien avec la division stratigraphique d'aprés les Foraminifères.

L'analyse des associations de Dinoflagellés peut être utilisée pour tester les estimations des environnements basées sur l'information physique et géochimique.

Summary. — Dinoflagellate cysts from the Aptian-Albian "Marnes Noires" near Vergons have been studied within the framework of the rather aberrant climatological and depositional patterns which characterize the Mid-Cretaceous. Acceleration of plate movements in that time interval seems to be the starting-point of a series of events, such as : increase of volume of mid-oceanic ridges ; sea-level rise and a major transgression ; increase of mean global temperature ; decrease of latitudinal differences in climate ; slackened replenishment of oxygen within the marine system ; a changed pattern of carbonate deposition.

Coincidently, the number of dinoflagellate cyst species shows an important increase.

Palynological data are in good accordance with the stratigraphical division as inferred from the distribution of foraminifera.

The dinoflagellate cyst assemblages may be applied in testing the model based on physical and geochemical information.

INTRODUCTION

Pelagic Aptian-Albian sediments in southern Europe frequently deviate from the underlying and overlying strata in containing less carbonate and in being more marly and clayey. Deposits with

* Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin, Schwendenerstrasse 8, 1000 Berlin 33.
** Instituut voor Aardwetenschappen Utrecht (IVAU), Budapestlaan 4 — De Uithof, Utrecht, The Netherlands.
*** Instituut voor Aardwetenschappen, Vrije Universiteit, de Boelelaan 1085, Amsterdam, The Netherlands.

Source : MNHN, Paris

a relatively higher carbonate content, representing the older (Barremian, Hauterivian) and younger stages (Cenomanian, Turonian), generally are recognizable in the field by their morphological expression as cuesta's (Figure 1).

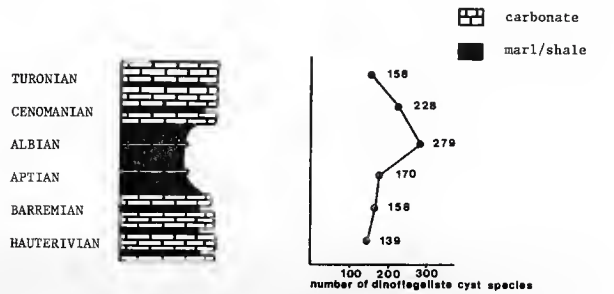


FIG. 1. — Generalized schematical stratigraphical column of Middle Cretaceous pelagic strata in southern Europe and diversity of dinoflagellate cysts (after Bujak and Williams, 1979).

This change in lithology is usually linked with a supposedly important rise in sea-level, explained by an increased volume of mid-oceanic ridges, due to accelerated plate movements (VAN STRAATEN, 1973 ; HAYS and PITMAN, 1973 ; PITMAN, 1978). As a result, up to approximately 80 % of the earth' surface was covered by seas and oceans, whereas this figure is about 70 % nowadays. Due to the large specific heat of water, the increased sea surface could have had a equalizing effect on geographic variations of the climate. Related to this event, but possibly also due to other causes, the general climate showed an increase of mean temperature ; such an increase has been well demonstrated on the basis of oxygen isotope ratios in fossil carbonate skeletons (for compilation see FISCHER and ARTHUR, 1977).

Lateral variations of temperature were considerably less pronounced than they are nowadays (FURON, 1972 ; FRAKES, 1979) and thus were less able to act as a driving mechanism for ocean water circulation. Moreover, the Tethys Ocean did not have direct connections with the polar areas of that time (Fig. 2). Thus cold polar bottom waters, which are important for ocean water circulation, could not be active within the Tethys. The only connections to the " Pacific Ocean " of that days were formed by a wide opening in the east and a narrow, presumably shallow, opening between the two Americas in the west.

The resulting restricted circulation in the Mid-Cretaceous Tethys is reflected by the very regular occurrence of sediments rich in organic carbon (black shales, etc.; SCHLANGER and JENKYNS, 1976), which were deposited and buried during periods when transport of oxygen to deeper water was insufficient to compensate the consumption by sinking dead organic matter.

The low carbonate content of many Aptian-Albian pelagic strata probably is the combined result of withdrawal of carbon by deposition and burial of huge amounts of organic matter (RYAN

Source : MNHN, Paris

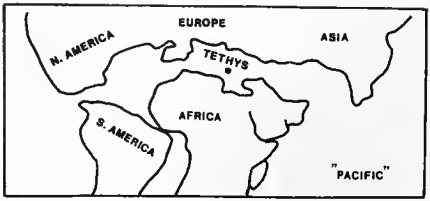
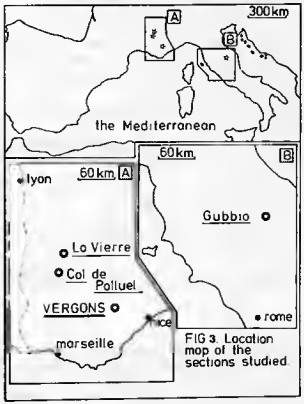


FIG. 2. — Outline of the Tethys Ocean and relative position of the continents during the Middle Cretaceous (after Smith and Briden, 1977).



Source : MNHN, Paris

and Crta, 1977) and extensive carbonate deposition in the extended shelf seas (Arthur and Schlanger, 1979). It is very suggestive that during this pelagic " carbonate crise " dinoflagellate cysts show their maximal diversity (compare Bujak and Williams, 1979).

In such a system, with restricted circulation and regular oxygen exhaustion of deeper waters, the number of ecologic niches for certain life forms will increase, with resulting increased diversity (compare, e.g., dinoflagellates ; Fig. 1). Other life forms, however, do need huge circulation systems and pass, during one lifetime, through a number of oceanic subenvironments ; for such forms a retarded circulation might offer insurmountable barriers (Wonders, 1980).

In order to test the ideas as outlined above a project was started to investigate Mid-Cretaceous strata in southern Europe (the sections of Vergons, La Vierre and Col de Palluel in France and the Gubbio section in Italy ; see Fig. 3). In this paper the results of a palynological study of the Aptian-Albian " Marnes Noires " near Vergons, Alpes de Haute Provence, S.E. France, situated at the southern margin of the Vocontian Trough (" Fosse Vocontienne "), are presented as a contribution to this project.

REMARKS ON THE VERGONS SECTION

The section of Vergons has been described by Cotillon (1971). The dinoflagellate cysts, described in the present study, are derived from the Upper Aptian and Lower Albian (" Marnes Noires ") of this section (Fig. 4). The content of organic carbon of the investigated samples lies in the range of approximately 1 % to 4 %. The carbonate content of the marly beds varies from 25 % to 40 %, whereas the harder carbonate beds may contain up to 70 % $CaCO_3$. Although the effects of secondary precipitation of carbonate seem to be of influence, the more carbonate-rich beds contain more organically produced carbonate (foraminifera, coccoliths). The non-carbonate part of the sediment consists of clay minerals and clay- and silt-sized quartz fragments.

Sedimentation has taken place in a semipelagic environment at the southern rim of the Vocontian Trough (Figs. 5 and 6).

The fact that burrowing is sparse and that the original lamination often can be recognized, together with the relatively high organic carbon content, point to oxygen deficient conditions during sedimentation.

PALYNOLOGY OF THE VERGONS SECTION

The positions of the palynological samples has been plotted alongside the lithostratigraphical column in figure 4.

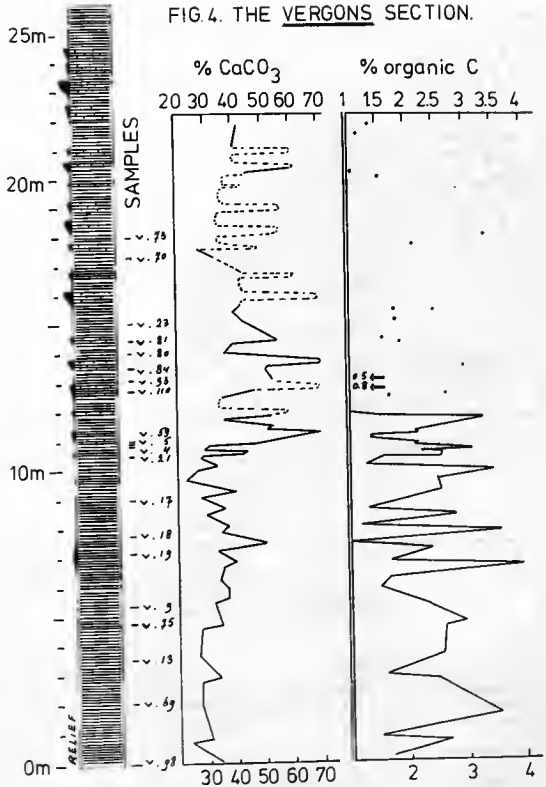
Techniques and storage.

About 2-3 cm^3 of each sample was crushed in a mortar and treated with dilute HCl to remove the carbonate component. The residue was washed out with water, after which a HF treatment was applied with cold 45 % HF for 24-48 h. The HF was then decanted and the residue thoroughly stirred in a solution of $ZnCl^2$ in 10 % HCl (specific gravity 2). During the gravity separation the centrifuge was given a capacity of about 2.800 revolutions/min for about 20 min, in order to remove all mineral substance. Then the float was poured off and washed several times with water ; the sample was embedded in 50 % glycerin solution.

Preparations were made in glycerin jelly. Morphological studies have been preferably based on single-grain preparations. These were mounted in glycerin sealed by paraffin wax.

Source : MNHN, Paris

FIG. 4. THE VERGONS SECTION.



Source : MNHN, Paris

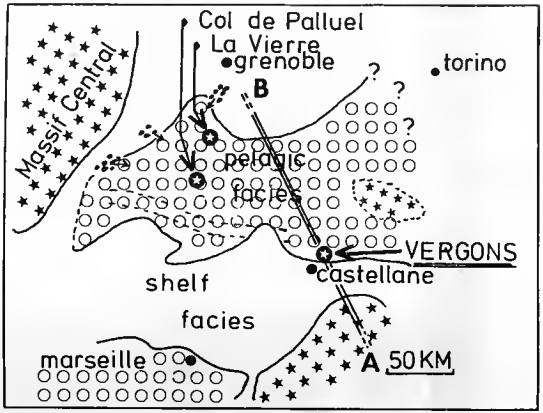


FIG. 5. — Paleogeographic setting of the Vocontian Through during Aptian-Albian times.

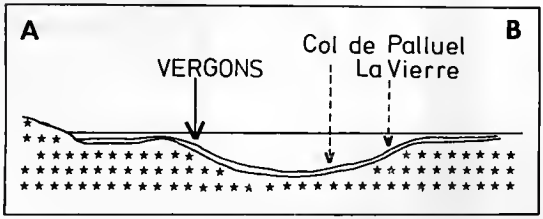


FIG. 6. — Schematic positions of the sections in the Vocontian Trough.

Source : MNHN, Paris

Permanent slides, bearing the code VER 4 01, VER 4 02, etc., are stored in the collections of the Laboratory of Palaeobotany and Palynology of the State University of Utrecht, The Netherlands.

Acid-resistant microfossils from the Vergons section.

The 20 samples investigated have yielded recognizable spores, pollen grains, acritarchs, scytinascs (acid-resistant membranes of foraminiferal tests) and dinoflagellate cysts.

In the present paper the only palynological group treated is that of the dinoflagellate cysts. The qualitative stratigraphical distribution of the (selected) taxa is shown in Table II. The stratigraphical classification of the palynological samples has been based on an investigation by one of us (A.R.F.) of the foraminifera of this section (Table 1).

The following dinoflagellate cysts have been selected from the total of the palynological assemblages studied (see also Table II) :

Achomosphaera ramulifera (Deflandre, 1937) Evitt, 1963.
Aptea polymorpha Eisenack, 1958.
Apteodinium granulatum Eisenack, 1958.
Batioladinium micropoda (Eisenack et Cookson, 1960) Brideaux, 1975.
Callaiosphaeridium asymmetricum (Deflandre et Courteville, 1939) Davey and Williams, 1966.
Canningia colliveri Cookson et Eisenack, 1960.
Canningia minor Cookson et Hughes, 1964.
Canninginopsis tabulata (Davey et Verdier, 1974) Duxbury, 1977.
Carpodinium granulatum Cookson et Eisenack, 1962 emend. Leffingwell and Morgan, 1977.
Cassiculosphaeridia reticulata Davey, 1969.
Chlamydophorella nyei Cookson et Eisenack, 1958.
Chlamydophorella sp.
Cleistosphaeridium huguoniotii (Valensi, 1955) Davey, 1969.
Cleistosphaeridium polypes (Cookson et Eisenack, 1962) Davey, 1969.
Coronifera oceanica Cookson et Eisenack, 1958.
Cribroperidinium edwardsii (Cookson et Eisenack, 1958) Davey, 1969.
Cribroperidinium sepimentum Neale et Sarjeant, 1962.
Cyclonephelium distinctum Deflandre et Cookson, 1955.
Dingodinium cerviculum Cookson et Eisenack, 1958.
Endoscrinium campanulum (Gocht, 1959) Vozzhennikova, 1967.
Exochosphaeridium phragmites Davey et al., 1966.
Fromea amphora Cookson et Eisenack, 1958.
Gardodinium trabeculosum (Gocht, 1959) Alberti, 1961.
Gonyaulacysta cassidata (Eisenack et Cookson, 1960) Sarjeant, 1966.
Gonyaulacysta helicoidea (Eisenack et Cookson, 1960) Sarjeant, 1966.
Gonyaulacysta microceras (Eisenack, 1958) Clarke and Verdier, 1967.
Hystrichosphaeridium arundum Eisenack et Cookson, 1960.
Hystrichosphaeridium palmotum (White, 1842 ex Bronn, 1848) Sarjeant, 1964.
Hystrichosphoeridium stellatum Maier, 1959.
Hystrichosphaeridium tubiferum (Ehrenberg, 1838) Deflandre, 1937 emend. Davey and Williams, 1966.
Hystrichosphaerina schindewolfii Alberti, 1961.
Lithodinia psoros (Davey et Verdier, 1974) Gocht, 1976.
Lithodinia stoveri (Millioud, 1969) Gocht, 1976.
Muderongia staurota Sarjeant, 1966.
Odontochitina operculata (O. Wetzel, 1933) Deflandre and Cookson, 1955.
Oligosphaeridium asterigerum (Gocht, 1959) Davey and Williams, 1969.
Oligosphaeridium complex (White, 1842) Davey and Williams, 1966.
Oligosphaeridium pulcherrimum (Deflandre et Cookson, 1955) Davey and Williams, 1966.
Ovoidinium scabrosum (Cookson et Hughes, 1964) Davey, 1970.

Source : MNHN, Paris

TABLE I

chronostratigraphical classification			biozones			lithology	samples
			van hinte, 1976	moullade, 1974			
ALBIAN			LC 14	SUSNODDSA Z.		M 25	F 121
						24	
						23	
						22	F 120
						21	
						20	
						19	
						16	
						17	70 V4F
						16	
						15	F 119
						14	60
						13	
						12	F 118
APTIAN		CLANSAYESIAN	LC 13	SEJAQUA-ENSIS Z.		11	V3F 7
	GARGASIAN		LC 12	TROCOL-IDEA Z.		10	25 10
			LC 11	algerianus Z.		9	17
						6	
						7	19
						8	
				ferreolensis Z.		5	57
						4	
						3	13
						2	
						1	1
						0	98

Source : MNHN, Paris

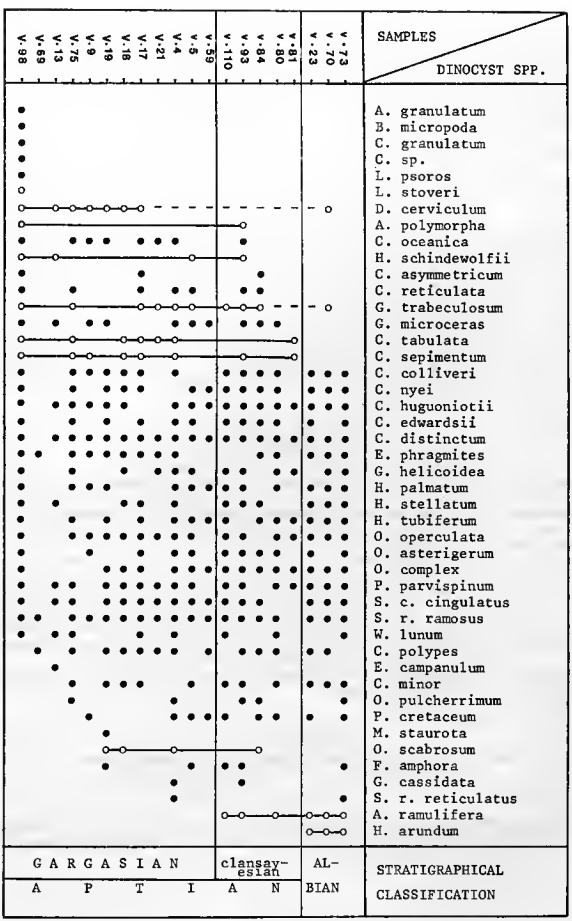


TABLE II. — The qualitative stratigraphical distribution of the (selected) dinoflagellate cysts.

Source : MNHN, Paris

Palaeoperidinium cretaceum Pocock, 1962.
Prolizosphaeridium parvispinum (Deflandre, 1937) Davey et al., 1969.
Spiniferites cingulatus cingulatus (O. Wetzel, 1933) Lentin and Williams, 1973.
Spiniferites ramosus ramosus (Ehrenberg, 1838) Loeblich and Loeblich, 1966.
Spiniferites ramosus reticulatus (Davey et Williams, 1966) Lentin and Williams, 1973.
Wallodinium lunum (Cookson et Eisenack, 1960) Lentin and Williams, 1973.

Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Vergons section.

Most of the dinoflagellate cysts recorded are known to be rather long-ranging species ; therefore they cannot be used in classifying and/or subdividing the section studied on palynostratigraphical grounds.

Fortunately a number of dinoflagellate cysts which are known to have their exit or entry in the stratigraphical interval under consideration (Upper Aptian/Lower Albian) is present, i.e. (in alphabetical order) : *Achomosphaera ramulifera*, *Aptea polymorpha*, *Canninginopsis tabulata*, *Cribroperidinium sepimentum*, *Dingodinium cerviculum*, *Gardodinium trabeculosum*, *Hystrichosphaeridium arundum*, *Hystrichosphaerina schindewolfii*, *Lithodinia stoveri* and *Ovoidinium scabrosum* (Davey and Verdier, 1971, 1974 ; Verdier, 1974 ; Herngreen, 1978).

The subsequent entry of the species *Ovoidinium scabrosum*, *Achomosphaera ramulifera* and *Hystrichosphaeridium arundum* does suggest a Gargasian (or younger) age for samples V. 98 up to and including V. 59, a Clansayesian (or younger) age for samples V. 110 up to and including V. 81 and an Albian age for samples V. 23 up to and including V. 73, respectively (Davey and Verdier, 1971, 1974 ; Verdier, 1974 ; Herngreen, 1978). This is in full accordance with the results of the study of the foraminiferal content of this section (see Table I).

With regard to the species showing their last appearance in the interval, the picture is somewhat complicated. The presence of *Lithodinia stoveri* in the lowermost sample (V. 98) does suggest that this part of the section was deposited during Middle Gargasian times.

According to Verdier (1974), the species *Dingodinium cerviculum* and *Gardodinium trabeculosum* may be utilized in a palynological approach to the Gargasian-Clansayesian boundary. From the data available it may be inferred that in this particular case of the section of Vergons *Dingodinium cerviculum* disappeared in Late Gargasian and *Gardodinium trabeculosum* in Clansayesian times. The joint occurrence of both species in sample V. 70 (of undoubtedly Albian age) may be explained by assuming reworking of older (Gargasian ?) strata.

As to the species which might be used in localizing the Aptian-Albian boundary (*Aptea polymorpha*, *Canninginopsis tabulata*, *Cribroperidinium sepimentum* and *Hystrichosphaerino schindewolfii*), of which it is known that they have their last appearance in Late Aptian times, the results obtained from the Vergons section fully correspond with those of earlier investigations (see compilation in Verdier, 1974). *Aptea polymorpha* and *Hystrichosphaerina schindewolfii* have their last appearance in sample V.93, whereas *Canninginopsis tabulata* and *Cribroperidinium sepimentum* show their last appearance in sample V. 81, i.c., in the highest palynological sample of Aptian age available.

The presence of *Muderongia staurota*, generally considered to indicate a pre-Aptian age, in sample V. 19 remains somewhat of an enigma.

TOWARDS A PALEOCLIMATOLOGICAL INTERPRETATION OF THE DINOFLAGELLATE CYST ASSEMBLAGES

The general distribution pattern of climate existing over the earth at any specific time can be hypothesized on a theoretical basis if the size, shape, orientation and distribution of the continents is known and if some simple assumptions are made.

Source : MNHN, Paris

The hypothesis can be tested by adding lithological and paleontological information and estimating their " goodness of fit " to the theorized climatic and/or water mass characteristics (compare, e.g. Hart, 1978).

In the project under consideration a physical/geochemical model is tested in which, among other things, an increase of mean global temperature and a concomitant decrease of latitudinal differences in climate is postulated. The paleontological information presented in the present paper, i.e. the dinoflagellate cyst assemblages, in combination with the lithological data reflecting the semipelagic environment at the southern rim of the Vocontian Trough, may be used to test the model.

Since nowadays it is well possible to distinguish arctic, temperate and tropical dinoflagellate cyst assemblages (compare e.g. Reid and Harland, 1977), it seems a reasonable procedure to attempt a recognition of latitudinal differences in climate in a given geological period by analysing the degree of compositional similarity in age-equivalent assemblages from different areas.

From the literature available (e.g. Eisenack, 1958 ; Cookson and Hughes, 1964 ; Clarke and Verdier, 1967 ; Davey and Verdier, 1971, 1973 and 1974) it is evident that throughout Europe dinoflagellate cyst assemblages from Late Aptian and Albian intervals from various environments show a remarkable compositional similarity, both qualitatively and quantitatively. The present assemblages can be fully matched with the picture of similar development of dinoflagellate assemblages.

Because of the compositional uniformity of successive assemblages it may be assumed that during Late Aptian and Albian times Europe formed part of a distinct dinoflagellate province.

This assumption is not in contradiction with the physical/geochemical model used in the present project. It should be realized, however, that a full test can only be performed, when more information on dinoflagellates has become available from other continents as well as from other stratigraphical intervals, especially from the Lower Cretaceous.

ACKNOWLEDGEMENTS

Much of the research of one of the authors (A.W.v.E.) was carried out at the State University of Utrecht, The Netherlands.

Our sincere appreciation to Dr. P. Marks and Dr. H. Visscher for criticisms on the manuscript ; and to Mr. H. A. Elsendoorn for being helpful in preparing the figures and tables.

BIBLIOGRAPHIE

Arthur, M. A. and Schlanger, S. O., (1979). — Cretaceous « Oceanic Anoxic Events » as causal factors in development of reef-reservoired giant oil fields. *A.A.P.G. Bull.*, 63 (6) : 870-885.

Bujak, J. P. and Williams, G. L., (1979). — Dinoflagellate diversity through time. *Mar. Micropalaeontol.*, 4 : 1-12.

Clarke, R. F. A. and Verdier, J.-P., (1967). — An investigation of microplankton assemblages from the Chalk of the Isle of Wight, England. *Verh. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Eerste Reeks*, 24 : 1-96.

Cookson, I. C. and Hughes, N. F., (1964). — Microplankton from the Cambridge Greensand (mid-Cretaceous). *Palaeontology*, 7 : 37-59.

Cotillon, P., (1971). — Le Crétacé inférieur de l'arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var (stratigraphie et sédimentologie). *Mém. B.R.G.M.*, 68 : 313 pp.

Davey, R. J. and Verdier, J.-P., (1971). — An investigation of microplankton assemblages from the Albian of the Paris Basin. *Verh. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Eerste Reeks*, 26 : 1-58.

DAVEY, R. J. and VERDIER, J.-P., (1973). — An investigation of microplankton assemblages from latest Albian (Vraconian) sediments. *Revista Espan. Micropaleontol.*, 5 : 173-212.

DAVEY, R. J. and VERDIER, J.-P., (1974). — Dinoflagellate cysts from the Aptian type sections at Gargas and La Bédoule, France. *Palaeontology*, 17 : 623-653.

EISENACK, A., (1958). — Mikroplankton aus dem norddeutschen Apt. Neues Jahrb. *Geol. Paläontol., Abh.*, 106 : 383-422.

FISCHER, A. G. and ARTHUR, M. A., (1977). — Secular variations in the pelagic realm. In : Deep Water Carbonate Environments. *S.E.P.M., Spec. Publ.*, 25 : 19-50.

FRAKES, L. A., (1979). — Climates throughout Geologic Time. Elsevier, 310 pp.

FURON, R., (1972). — Éléments de paléoclimatologie. Libr. Vuibert, Paris.

HART, G. F., (1978). — Paleoclimate, paleofloral and global reconstruction for the Phanerozoic. Abstracts of the Proceedings of the Ninth Annual Meeting of the American Association of Stratigraphic Palynologists. Palynology, 2 : 222.

HAYS, J. D. and PITMAN, W. C., (1973). — Lithospheric plate motion, sea level changes and climatic and ecological consequences. *Nature*, 246 : 18-22.

HERNGREEN, G. F. W., (1978). — A preliminary dinoflagellate zonation of Aptian-Cenomanian in the Netherlands. *Palinologia*, núm. extraord., I : 273-281.

LENTIN, J. K. and WILLIAMS, G. L., (1977). — Fossil Dinoflagellates : Index to Genera and Species, 1977 Edition. Bedford Institute of Oceanography Rept. BI-R-77-8 : 1-209.

MOULLADE, M., (1966). — Étude stratigraphique et micropaléontologique du Crétacé inférieur de la « Fosse Vocontienne ». *Doc. Labo. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 15 : 369 pp.

MOULLADE, M., (1974). — Zones de Foraminifères du Crétacé inférieur mésogéen. *C. r. Acad. Sc. Paris*, Série D, 278 : 1813-1816.

PITMAN, W. C., (1978). — Relationship between eustacy and stratigraphic sequences of passive margins. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 89 : 1389-1403.

REID, P. C. and HARLAND, R., (1977). — Studies of Quaternary Dinoflagellate Cysts from the North Atlantic. *A.A.S.P.* Contributions Series No. 5A : 147-169.

RYAN, W. B. F. and CITA, M. B., (1977). — Ignorance concerning episodes of ocean-wide stagnation. *Marine Geol.*, 23 : 197-215.

SCHLANGER, S. D. and JENKYNS, H. C., (1976). — Cretaceous oceanic anoxic events : causes and consequences. *Geologie en Mijnbouw*, 55 : 179-184.

SMITH, A. C. and BRIDEN, J. C., (1977). — Mesozoic and Cenozoic Palaeocontinental Maps. Cambridge Univ. Press, 63 pp.

STOVER, L. E. and EVITT, W. R., (1978). — Analyses of Pre-Pleistocene Organic-walled Dinoflagellates. Stanford University Publications, *Geological Sciences*, XV : I-298.

VAN HINTE, J. E., (1976). — A Cretaceous time scale. *Bull. Am. Ass. Petr. Geol.*, 60 (4) : 498-516.

VAN STRAATEN, L. M. J. U., (1973). — Eustatische zeespiegelbewegingen en verschuiving der continenten. *Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.*, 82 (1) : 6-8.

VERDIER, J.-P., (1974). — Les kystes de Dinoflagellés de la section de Wissant et leur distribution stratigraphique au Crétacé moyen. *Rev. Micropaléont., Paris*, 17 (4) : 191-197.

WONDERS, A. A. H., (1980). — Planktonic foraminifera of the Middle and Late Cretaceous of the western Mediterranean area. *Utrecht Micropaleont. Bull.*, 24 (in press).

distribué le 13 février 1981.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

23 AVR. 1981

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris